

Die Wirkung von Räubertum und Konkurrenz auf die Struktur einer Lebensgemeinschaft zweier Seesternarten in der Natur und im Modell

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der
Philosophischen Fakultät II
der Universität Zürich

von
ROLF SCHÄRER
von Zürich

Begutachtet von
Herrn Prof. Dr. Hans Burla

Zürich 1985
Zentralstelle der Studentenschaft

Die Wirkung von Räubertum und Konkurrenz auf die Struktur einer Lebensgemeinschaft zweier Seesternarten in der Natur und im Modell

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der
Philosophischen Fakultät II
der Universität Zürich

von
ROLF SCHÄRER
von Zürich

Begutachtet von
Herrn Prof. Dr. Hans Burla

Zürich 1985
Zentralstelle der Studentenschaft



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Prof. H. Burla begleitete meine Arbeit mit Interesse und Anregungen. Prof. H. Schwarz von der Universität Zürich, Dr. R. Arditti von der Universität Lausanne und Prof. Yodzis von der Universität Guelph (Canada) unterstützten mich beim Abfassen des Modells. Meine Studienkollegen P. Jost, B. Pabst, P. Schmid und U. Rickenbacher sowie H. Meier, freier Mitarbeiter bei Arbeitsaufenthalten am Meer, gaben Ratschläge und halfen bei Arbeiten unter Wasser. H. Maag, Taucher am Zoologischen Museum der Universität Zürich, stellte die für die Arbeiten im Wasser notwendigen Geräte her und war, wie verschiedene Kolleginnen und Kollegen, an Taucheinsätzen beteiligt. Dr. G. Ribi, Oberassistent am Zoologischen Museum der Universität Zürich, unterstützte mich beim Abfassen des Manuskriptes. Meine Frau Brigitte zeichnete die Abbildungen ins Reine. Allen Mitwirkenden danke ich für die Unterstützung.

INHALT

	<i>Seite</i>
1. EINLEITUNG	1
2. MATERIAL UND METHODEN	4
2.1. Begrenzung des Studienareals	4
2.2. Die untersuchte Lebensgemeinschaft	5
2.2.1. Räubertum und Konkurrenz	6
2.2.2. Randfaktoren	6
2.3. Datenerhebungen im Jahresverlauf	7
2.3.1. Räuberraten	8
2.3.2. Bestandesdichten der Seesterne und der Beutetiere	9
2.3.3. Anzahl erbeuteter Individuen im Zeitintervall Δt	10
2.3.4. Körpergrößenverteilungen und Biomassen	10
2.3.5. Gonadengewichte bei <i>A. bispinosus</i>	11
2.4. Ausschlussversuche	11
3. MODELL	13
3.1. Ziel und Zweck	13
3.2. Annahmen und Formulierung des Modells	14
3.2.1. Anzahl Systemelemente	14
3.2.2. Differentialgleichungen für die Beutetiere	16
3.2.3. Differentialgleichungen für die Seesternarten	18

4. ERGEBNISSE	21
4.1. Die Systemelemente im Jahresverlauf	21
4.1.1. Dichte und Körpergrößenverteilung beider Seesternarten	21
4.1.2. Dichte und Körpergrößenverteilung der Beutepopulation	22
4.1.3. Nahrungszusammensetzung und Räuberraten beider Seesternarten	23
4.1.4. Die Gonadengewichte von <i>A.bispinosus</i> im Jahresverlauf	25
4.2. Dichte und Nahrungszusammensetzung beider Seesternarten im Ausschlussversuch	25
4.3. Simulationen im Jahresverlauf und im Ausschlussexperiment	27
4.4. Ausgewählte Simulationen mit variierenden Parametern	29
5. DISKUSSION	31
5.1. Ausschlussversuche	31
5.2. Modell	34
5.3. Behindernde Konkurrenz und Uebersausbeutung	36
ZUSAMMENFASSUNG	41
TABELLEN UND ABBILDUNGEN	44
Literaturverzeichnis	73

1. EINLEITUNG

Jede Lebensgemeinschaft beruht auf der Möglichkeit des Koexistierens verschiedener Arten. Die Theorie geht davon aus, dass Arten derselben Lebensgemeinschaft eine maximale Ähnlichkeit ihrer Ansprüche an den Lebensraum nicht überschreiten dürfen; mit anderen Worten: ihre Nischen dürfen nicht identisch sein. Mit dieser Regel des kompetitiven Ausschlusses wird angenommen, dass die Ressourcen limitierend auf das Vorkommen von Arten wirken. Während Modelle zur zwischenartlichen Konkurrenz eine Schlüsselrolle zu den Koexistenz- und Nischentheorien übernehmen, lassen Beobachtungen in der Natur die Beantwortung der Frage nach dem Stellenwert von Konkurrenz in der natürlichen Lebensgemeinschaft weitgehend offen. Im Gefolge von MacArthur und Levins (1967) entstanden eine ganze Reihe von Modellen, die Auskunft über Grenzwerte zur Ähnlichkeit der Ressourcenansprüche zweier oder mehrerer koexistierender Arten geben sollten. Mass der Ähnlichkeit ist der aus dem Nischenüberlappungsindex (niche overlap index) berechnete Konkurrenzkoeffizient α . Die Idee zu solchen Modellen beruht auf der Analyse theoretischer Systeme, in welchen nur ausbeuterische Konkurrenz (exploitative competition) vorkommt (d.h.: gemeinsame Nutzung einer oder mehrerer Ressourcendimensionen durch verschiedene Arten). Für die Situation in der Natur wurde die Bedeutung des Konkurrenzkoeffizienten in den letzten eineinhalb Jahrzehnten vermutlich überschätzt. Er ist tatsächlich nur dann anwendbar, wenn die Ressourcen limitierend sind und sich die Konkurrenz auf das Ausbeuten gemeinsamer Ressourcen beschränkt, behindernde Konkurrenz (interference competition) also nicht auftritt. Bereits vor den " α -Theorien" stellt Larkin (1956) fest: "Cannibalism and mutual predation (in der Auswirkung ähnlich wie behindernde Konkurrenz) are common complications of competitive relationships between species." Es erstaunt also nicht, wenn verschiedene Autoren (z.B.: Pianka, 1972; Roughgarden, 1974; Abrams, 1977, 1980) darauf hin-

weisen, dass α als Konkurrenzkoefizient nur in einigen speziellen Fällen aussagekräftig sein kann. Häufiger ist der Fall zu erwarten, in welchem die Ressourcen entweder gar nicht oder nur teilweise limitierend sind. Trotz einem überkritisch hohen α wird dann Koexistenz möglich. Von Bedeutung für diese Art von Koexistenz wird dabei die trophische Stellung der Konkurrenten innerhalb des Systems. Paine (1966), Dayton (1971) und Dayton et al. (1974) geben Beispiele, die zeigen, dass ein gemeinsamer Räuber den kompetitiven Ausschluss von zwei Konkurrenten verhindern kann (Abb. 1 links). Cramer und May (1972) stellen ein Modell eines solchen "Ein Räuber- Zwei Beutesystemes" vor. Das System ist stabil, solange der Räuber die Abundanzen der Beutearten niedrig hält. Vance (1978) kommt zum Schluss, dass diese Systeme durch die limitierenden Faktoren "Räubertum" und "Ressourcenaufteilung" ausbalanciert sind und der letztgenannte Faktor zur Regulation allein nicht genügt. Dieses Zusammenwirken von Räubertum und Konkurrenz ist aber auch möglich, ohne dass die beiden Konkurrenten von einem gemeinsamen Räuber dezimiert werden. Dann nämlich, wenn ein Konkurrent A noch zusätzlich den potentiellen Konkurrenten B erbeutet (Abb. 1 rechts). Auch in diesem Fall liegt das Netz der Interaktionen über drei trophischen Stufen. Ob dabei von einem extremen Fall von behindernder Konkurrenz (interference competition: MacArthur, 1972; Pianka, 1976) oder von einer Räuber- Konkurrenzbeziehung gesprochen wird, ist unwichtig. Entscheidend ist, dass auch in einem solchen System Räubertum und Konkurrenz gemeinsam das Dichteverhältnis beider Arten regulieren. Solche Beziehungen dürften in der Natur häufiger auftreten, als in der Literatur bisher beschrieben wurden. Hinweise dazu geben beispielsweise Arbeiten von Fox (1975), Benke (1978) und Sloan (1979 und 1980).

In der vorliegenden Arbeit untersuche ich ein solches Räuber- Konkurrenzsystem unter natürlichen Bedingungen. Die Studienobjekte sind zwei Seesternarten, *Astropecten aranciatus* und *Astropecten bispinosus*, die zusammen mit ihren Beutetieren, meist im Substrat lebende Invertebraten wie Muscheln, Schnecken oder irreguläre Seeigel, eine Lebensgemeinschaft bilden, wie sie für infralitorale Sandböden des Mittelmeers charakteristisch ist. Ribí et al. (1977) zeigten, dass zwischen den beiden Seesternarten Konkurrenz um Nahrung besteht. Andererseits erwies sich *A. aranciatus* als effizienter Räuber von *A. bispinosus* (Schmid und Schärer, 1981). Die

untersuchte Lebensgemeinschaft setzt sich damit aus einem System mit drei Elementen zusammen. Die drei Systemelemente sind: *A. aranciacus*, *A. bispinosus* und die Beutetiere als gemeinsame Beute beider Seesternarten. Werden die Bestandesdichten aller Systemelemente durch das beschriebene Räuber-Konkurrenzgefüge reguliert, so müssen zweierlei Voraussetzungen erfüllt sein: a) es besteht eine Konkurrenzbeziehung zum Nachteil des Räuber-Konkurrenten *A. aranciacus* und b) dieser vermag die Abundanz des überlegenen Konkurrenten *A. bispinosus* zu regulieren. Hinweise, dass beide Voraussetzungen erfüllt sind, zeigen wiederum die Arbeiten von Ribi et al. (1977) und Schmid und Schärer (1981). Mit den genannten Voraussetzungen für ein regulierendes Räuber-Konkurrenzsystem ergaben sich für die Arbeit zwei Fragen von zentraler Bedeutung:

1. Wieweit kann *A. bispinosus* durch Konkurrenz die Population von *A. aranciacus* begrenzen und damit dem Räuberdruck entgegnen?
2. Wieweit kann andererseits *A. aranciacus* durch Räubertum auf *A. bispinosus* dessen Population kontrollieren und damit den kompetitiven Schaden ausgleichen?

Antworten auf diese Fragen versuchte ich mit folgendem Vorgehen zu erlangen:

1. Die wichtigsten Systemgrößen Bestandesdichten, Körpergrößenverteilungen und Räuberraten wurden für alle Systemelemente, *A. aranciacus*, *A. bispinosus* und Beutetiere, im Jahresverlauf bestimmt.
2. Ausschlussexperimente sollten zeigen, dass Räubertum und Konkurrenz tatsächlich als dichteregulierende Faktoren wirken.
3. Mit der Entwicklung eines mathematischen Modells versuchte ich, das System in der Annäherung zu beschreiben. Simulationen unter variablen Bedingungen sollten Aufschluss über die Bedeutung von Konkurrenz und Räubertum auf die Bestandesdichten aller Systemelemente aufzeigen.

2. MATERIAL UND METHODEN

Die Daten zur Arbeit wurden am südlichen Abschnitt der Costa Colostrai im Südosten Sardiniens (Italien) erhoben. Der Küstenabschnitt wurde von Ribi (1978) beschrieben. Alle Symbole der während der Feldarbeit bestimmten Zahlenwerte werden mit einem Stern gekennzeichnet (Beispiel: *b_i); die Symbole der im Modell verwendeten Zahlenwerte tragen keinen Stern.

2.1. BEGRENZUNG DES STUDIENAREALS

Bereits zu Beginn der Arbeit stand fest, dass das Studienareal als Ganzes möglichst einheitlich gewählt werden sollte. Nur so war eine repräsentative Probenahme im kleineren, zu bewältigenden Umfang durchführbar. Deshalb sollte das gewählte Studienareal folgenden Anforderungen genügen:

1. Das Netz der Interaktionen sollte dem in Abbildung 1b dargestellten entsprechen.
2. An jedem Ort des Areals sollten die Bedingungen möglichst ähnlich sein.
3. Die Bestandesdichten und Körpergrößenverteilungen von *A. arancia-cus* und von *A. bispinosus* sollten sich für jede Art über das gesamte Areal ähnlich verhalten.
4. Die Dichte beider Seesternarten sollten nicht allzu sehr voneinander abweichen.

Aufgrund dieser Anforderungen wurde das Studienareal während einer Vorstudie im August 1978 festgelegt. Zu diesem Zweck schätzte ich die relativen Dichten und Körpergrößenverteilungen der Seesterne auf sieben Profilen im erwähnten Küstenabschnitt. Die Profile verlaufen im Abstand von 500 Metern senkrecht zum Ufer (Abb. 2). Die Ergebnisse aus dieser Vorstudie sind in Tabelle 1 und Abbildung 3 zusammengefasst. Sie zeigen, dass die vier Anforderungen an das Studienareal auf einer Fläche von etwa 60 Hektaren, zwischen einer Düne und dem beginnenden Zosterabewuchs im Bereich der Profile 1 bis 5 liegend, erfüllt sind. Daneben konnte ich drei weitere Zonen unterteilen, welche einer oder mehreren der Anforderungen nicht genügten. Ich bezeichne diese im Folgenden mit Zosterazone, Uferzone und Nordzone. Innerhalb der Zosterazone hatte das Seegras *Zostera marina* eine ungleiche Dispersion, so dass inhomogene Bedingungen zu erwarten waren (Rein, 1980). Die bimodalen Körpergrößenverteilungen beider Seesternarten hätten das Arbeiten in dieser Zone zusätzlich erschwert. Innerhalb der Uferzone war die Art *Astropecten jonstoni* häufig vertreten. Daneben wurde *A. aranciatus* selten, und *A. bispinosus* mit bimodaler Körpergrößenverteilung aufgefunden. Die Nordzone war charakterisiert durch das Fehlen von *A. aranciatus* und deshalb für die geplante Arbeit ungeeignet.

2.2. DIE UNTERSUCHTE LEBENSGEMEINSCHAFT

Aufgrund der Ergebnisse aus der Vorstudie vom August 1978 schätzte ich die Population von *A. aranciatus* im Studienareal auf 3400 Individuen und diejenige von *A. bispinosus* auf 5800 Individuen. Das Dichteverhältnis der beiden Arten lag im Sommer 1978 bei 1 : 1,7. Ribi (1978) schätzte für die gleiche Jahreszeit zwischen 1975 und 1977 ähnliche Werte; dabei betrug das minimale Dichteverhältnis 1 : 1,6, das maximale Dichteverhältnis 1 : 5,4. Dieses über Jahre hinweg mehr oder weniger konstante Verhältnis wird wahrscheinlich durch eine Reihe von Interaktionen reguliert.

2.2.1. Räubertum und Konkurrenz

Räubertum: Innerhalb des Studienareals erwies sich *A. aranciacus* als effizienter Räuber von *A. bispinosus* (Schmid und Schärer, 1981). Aus der Anzahl Individuen von *A. bispinosus*, die von *A. aranciacus* gefressen werden, wurde die Räuberrate berechnet. Sie ist definiert als prozentualer Anteil, den ein Individuum von *A. aranciacus* im Zeitintervall Δt aus der Population von *A. bispinosus* aufnimmt.

Konkurrenz: Die Nahrungszusammensetzungen von *A. aranciacus* und *A. bispinosus* unterscheiden sich kaum nach Arten, jedoch in den Körpergrößen der erbeuteten Individuen (Ribi et al. 1977). *A. bispinosus* verursacht "Ueberschneidung der Ressourcen", indem er kleine, für seinen Konkurrenten nicht erfassbare Tiere aufnimmt. Es schien mir deshalb sinnvoller, die Beutetiere nicht nach Arten, sondern nach Körpergrößen zu klassifizieren. Damit wird das Wachstum der Beutetiere neben den Räuberraten zu einem weiteren Faktor, der die Konkurrenzbeziehung zwischen den beiden Seesternarten beeinflusst. Schnell wachsende Beutetiere begünstigen *A. aranciacus*, indem diese weniger lang nur von *A. bispinosus* gefressen werden. Im Gegensatz dazu nimmt bei langsam wachsender Beute die Wahrscheinlichkeit ab, dass diese die für *A. aranciacus* attraktive Körpergröße je erreichen. Die Wachstumsrate der Beutetiere ist definiert als prozentualer Anteil der Beuteklasse i , der im Zeitintervall Δt zur Klasse $i + 1$ heranwächst, wenn i Beuteklassen existieren. Die Räuberraten ergeben sich aus dem prozentualen Anteil, den ein Räuberindividuum aus der Beuteklasse i im Zeitintervall Δt erbeutet.

2.2.2. Randfaktoren

Das System ist offen und seine Elemente werden durch eine Reihe von äusseren Faktoren, fortan als Randfaktoren bezeichnet, beeinflusst. Folgende Beziehungen zwischen den Systemelementen und den Elementen angrenzender Systeme waren zu erwarten:

1. **Diffusion:** Beide Seesternarten können sich über die Grenzen des Studienareals bewegen (Pabst in Vorbereitung; Jost in Vorbereitung).
2. **Immigration:** Die während der Vorstudie bestimmten Körpergrößenverteilungen lassen vermuten, dass juvenile Seesterne im Studienareal nur in unbedeutender Zahl aufwachsen (Abb. 3). Unter der Annahme, dass die Dichten beider Arten konstant bleiben, müssen die von *A. aranciacus* erbeuteten *A. bispinosus* ersetzt werden. Es ist deshalb zu erwarten, dass mehr *A. bispinosus* in das Studienareal ein- als auswandern.
3. **Siedeln:** Die Mehrzahl der Beutetiere rekrutieren sich aus dem Plankton, indem ihre Larven metamorphisieren, auf den Sandgrund sinken und sich dort ansiedeln.

In ihrer Gesamtheit dürften die Randfaktoren in hohem Mass den Zufluss von Biomasse ins System steuern. Die Interaktionen Räubertum und Konkurrenz regulieren vermutlich das Dichteverhältnis aller Systemelemente bei einer variierenden Diffusions-, Immigrations- und Siedlungsrate.

2.3. DATENERHEBUNGEN IM JAHRESVERLAUF

Das Ziel der Datenerhebungen bestand vor allem darin, diejenigen Zahlenwerte im Jahresverlauf zu erlangen, die quantitative Aussagen zu den in Abschnitt 2.2. definierten Räuberraten und damit zu den Interaktionen Räubertum und Konkurrenz erlauben. Die Randfaktoren versuchte ich lediglich qualitativ zu erfassen, so dass diese später, unter biologisch sinnvollen Annahmen, in das Modell eingeführt werden konnten.

Die zeitliche Abfolge der Datenerhebungen ist aus Tabelle 2 ersichtlich. Ausser den Körpergrößenverteilungen wurden alle Daten auf markierten Feldern erhoben (Abb. 4); anfangs auf den quadratischen Feldern F_1 und F_2 , später auf den rechteckigen Feldern K_1 und K_2 (Abb. 2). Beide

Feldtypen hatten eine Fläche von 1600 Quadratmetern und waren in Quadrate von 10 Meter Seitenlänge unterteilt. Zugunsten des Modells wurden die unrealistischen Annahmen getroffen, dass die Bedingungen während einer Periode der Datenerhebung (T) konstant blieben, das Areal, auf welchem die Daten gewonnen wurden, homogen war, und die erhobenen Daten Zufallsstichproben aus den Grundgesamtheiten entsprachen.

2.3.1. Räuberraten

Die mittleren Bestandesdichten zum Zeitpunkt T (Periode der Datenerhebung) werden für *A. aranciacus* fortan mit $*X_1(T)$, die für *A. bispinosus* mit $*X_2(T)$ bezeichnet. Existieren auf der Bezugsfläche (= 100 m²) $*X_i(T)$ Beutetiere, so lauten die Räuberraten $*a_i(T)$ für *A. aranciacus* und $*b_i(T)$ für *A. bispinosus*:

$$*a_i(T) = *P_{1i}(T) / *X_i(T)$$

und

$$*b_i(T) = *P_{2i}(T) / *X_i(T) ,$$

wenn im Zeitintervall Δt ein Individuum von *A. aranciacus* $*P_{1i}(T)$ und ein Individuum von *A. bispinosus* durchschnittlich $*P_{2i}(T)$ Beutetiere aus der Klasse i frisst.

Entsprechend lautet die Räuberrate $*a_2(T)$, mit welcher *A. aranciacus* *A. bispinosus* erbeutet:

$$*a_2(T) = *P_{12}(T) / *X_2(T) ,$$

wenn auf der Bezugsfläche $*X_2(T)$ *A. bispinosus* vorkommen, wovon ein Individuum von *A. aranciacus* im Zeitintervall Δt durchschnittlich $*P_{12}(T)$ Tiere frisst.

2.3.2. Bestandesdichten der Seesterne und der Beutetiere

Zur Bestimmung der Bestandesdichten der Seesterne $*X_1(T)$ und $*X_2(T)$ während einer Periode der Datenerhebungen wurden die Felder im Abstand einer Stunde zweimal abgeschwommen, alle sichtbaren Seesterne eingesammelt und deren Anzahl für jedes Quadrat in den Feldern protokolliert. Bei diesem Vorgehen musste darauf geachtet werden, dass während einer von zwei täglichen Aktivitätszeiten der Seesterne (Ferlin-Lubini und Ribi, 1978) gearbeitet wurde. Zu einem solchen Zeitpunkt überwandern die Seesterne das Substrat und suchen nach Beute; die übrige Zeit verbringen die Tiere, für den Taucher schlecht sichtbar, im Sande vergraben. Für jede Periode der Datenerhebung wurden zunächst die Aktivitätsspitzen beider Seesternarten bestimmt. Diese fielen jeweils für beide Arten nahezu auf die gleichen Zeitpunkte, so dass die Werte für $*X_1(T)$ und $*X_2(T)$ in einem Arbeitsgang geschätzt werden konnten. Pro Feld erhielt ich dabei 16 Werte für *A. aranciacus* und *A. bispinosus*, woraus sich die mittlere Dichte und die Streuung für jede Art bestimmen liess. Die erhaltenen Dichteangaben sind relative Werte; die absoluten Dichten dürften höher liegen, da erstens nie alle Seesterne gleichzeitig aktiv sind (diesem Umstand versuchte ich durch zweimaliges Abschwimmen der Felder gerecht zu werden) und zweitens ein Seestern durchschnittlich nur 1,72 mal täglich aktiv ist (Ribi und Jost, 1978).

Wie bereits erwähnt, leben die meisten Beutetierarten im Substrat. Zur Bestimmung ihrer Bestandesdichten $*X_i(T)$ arbeitete ich mit der gleichen Methode wie Ribi (1978). Mit der dabei verwendeten Saugpumpe entnahm ich auf jedem Feld zwölf Substratproben von 1/8 Quadratmeter Fläche und fünf Centimeter Mächtigkeit. Jede Probe wurde bereits im Wasser ausgesiebt; die Maschenweite des Siebes betrug einen Millimeter. Die im Siebgut vorhandenen Tiere, alle grösser als ein Millimeter, wurden an Land vermessen und wenn möglich bis auf die Art bestimmt.

2.3.3. Anzahl erbeuteter Individuen im Zeitintervall Δt

Zu Beginn jeder Aktivitätszeit (Ribi und Jost, 1978) hinterlassen die Seesterne arttypische Abdrücke im Substrat, in denen unverdauliche Reste erbeuteter Individuen (Herzigel-, Muschel- und Schneckenschalen) liegen bleiben. Durch Ausgießen dieser Abdrücke lässt sich die durchschnittliche Anzahl der von einem Seestern während einer Aktivitätszeit gefressenen Beutetiere schätzen. Die Maschenweite des Siebes betrug ein Millimeter. Die so aufgefundenen Beutetierreste wurden nach Art und Körpergrösse untersucht. Die Grösse des betreffenden Seesterns wurde geschätzt, indem der Radius des Abdruckes gemessen wurde (Ribi, 1978).

Mit dem gleichen Verfahren schätzte ich die mittlere Anzahl *A. bispinosus*, die ein Individuum von *A. aranciatus* während einer Aktivitätszeit frisst (Schmid und Schärer, 1981). Die in den Nahrungsproben von *A. aranciatus* vorliegenden Knochenteile von *A. bispinosus* gaben Aufschluss über die Körpergrössen der erbeuteten Tiere (Schmid, 1981).

Ist ein Seestern durchschnittlich 1,72 mal aktiv pro Tag (Ribi und Jost, 1978), so lassen sich durch Multiplizieren dieser Konstante mit den mittleren Anzahlen der während einer Aktivitätszeit aufgenommenen Beutetiere die Werte für $*P_{12}(T)$, $*P_{1i}(T)$ und $*P_{2i}(T)$ bestimmen, wenn für das Zeitintervall Δt "ein Tag" definiert wird.

2.3.4. Körpergrössenverteilungen und Biomassen

Mit dem Erfassen der Körpergrössenverteilungen versuchte ich, die Randbeziehungen qualitativ zu bestimmen. Ein Vergleich der Bestandesdichten und Körpergrössen verschiedener Beutetierklassen im Jahresverlauf gibt Aufschluss über Wachstumsgeschwindigkeit und Siedlungsverhalten dieser Tiere. Ein Vergleich der Körpergrössenverteilungen von *A. bispinosus* aus dem Studienareal und der Zosterazone ermöglicht es, Aussagen über das Immigrationsverhalten der Art zu machen. Zur Bestimmung der Körpergrössen wurde am Seestern die grösste Armlänge, von der Armspitze bis zum

Mundfeld, gemessen, am Beutetier (aus Substrat- und aus Nahrungsproben) die maximale Körperlänge.

Die mittleren Biomassen von *A. bispinosus* während einer Periode der Datenerhebungen ($*r_2(T)$) lässt sich aus der ermittelten Körpergrößenverteilung der Art zur selben Periode T ableiten (Schmid, 1980). Von den Beutetieren schätzte ich die Trockengewichte von *Macra corralina* und *Venus venustus* für verschiedene Größenklassen. Zur Berechnung der mittleren Biomasse der Beutetiere nach Körperlängen verwendete ich die Trockengewichte der beiden aufgeführten Arten sowie die von Ribi und Jost (1978) bestimmten Trockengewichte für *Rudicardium edule* und einer Echinocardiumart.

2.3.5. Gonadengewichte bei *A. bispinosus*

Die Änderungen der Gonadengewichte von *A. bispinosus* im Jahresverlauf sollte Auskunft geben über die Fekundität der Art, einerseits in Koexistenz mit *A. aranciatus* (Studienareal) und andererseits bei Abwesenheit von *A. aranciatus* (Nordzone). Zu diesem Zweck wurden aus beiden Arealen im Januar, März, Juni und Juli 1980 je 10 - 15 *A. bispinosus* abgesammelt. Die Tiere wurden in einer vier-prozentigen Formalin-Meerwasser Lösung konserviert. Später wurden die Nassgewichte der Gonaden bestimmt.

2.4. AUSSCHLUSSVERSUCHE

Soll der Schaden, den Art A auf Art B ausübt, geschätzt werden, so gehört es zum ökologischen Standardverfahren, dass Art A aus einem bestimmten Areal entfernt und das Verhalten von Art B beobachtet wird. Mit dieser Methode arbeiteten in vergangener Zeit verschiedene Autoren, so zum Beispiel Benke (1978), Abramsky (1979), Hairston (1980) sowie Kareiva (1982). Wie schon erwähnt, sollten entsprechende Versuche im Studienareal die relative Bedeutung von Räubertum und Konkurrenz gegenüber Interaktionen der drei Systemelemente mit anderen Tiergruppen aufzeigen.

Von Ende Mai bis Ende August 1979 wurden in Wochenabständen *A. bispinosus* aus dem Feld V_1 und *A. aranciatus* aus dem Feld V_2 entfernt. Als Kontrolle dienten die Felder K_1 und K_2 . In Abständen von ein bis zwei Wochen, von Mai bis Oktober, erhob ich Daten zur Dichte beider Seesternarten. Auf den Feldern V_1 und V_2 wurde dabei auf einem Ausschnitt, welcher den Feldern K_1 und K_2 entsprach, gearbeitet (Abb. 4). Die Beobachtungsdauer lässt sich in drei etwa gleichlange Zeitabschnitte unterteilen; während den beiden ersten Abschnitten wurden Seesterne abgesammelt, im letzten Abschnitt wurde nicht mehr von aussen eingegriffen. Zusätzlich wurden während der Versuchsdauer (Mai bis August) monatlich aus allen Feldern Nahrungsproben beider Seesternarten entnommen. Zur Beurteilung dieser Daten unterschied ich wiederum drei Zeitabschnitte; Mai/Juni, Juni/Juli und August. Mit der Erwartung, dass die Dichten aus den Versuchsfeldern grösser sind als aus den Kontrollfeldern, genügte ein einseitiges Testverfahren nach Wilcoxon, um die aus je 16 Werten bestehenden Zahlenreihen zu vergleichen. Auch zum Vergleich der mittleren Anzahlen aufgenommener Beutetiere aus Versuchs- und Kontrollfeldern wurde der Wilcoxon-Mann-Whitney Test angewendet.

3. MODELL

3.1. ZIEL UND ZWECK

Der Anreiz zur Entwicklung eines Modells lag vor allem darin, ein System in der Annäherung zu beschreiben. Das Modell ist überprüfbar, indem sich die Ausschlussversuche in der Simulation nachvollziehen und die erhaltenen Ergebnisse mit den Befunden aus dem Feld vergleichen lassen. Zusätzlich war auch die Möglichkeit gegeben, theoretische Ueberlegungen zum gemeinsamen Auftreten von Räubertum und Konkurrenz in der Simulation durchzuspielen. Dabei liess sich durch Variieren der Parameter, die Räubertum und Konkurrenz beeinflussen, die Empfindlichkeit des Systems auf veränderte Umstände im Räuber- Konkurrenzgefüge untersuchen, wenn gleichzeitig die Randfaktoren konstant gehalten wurden.

Vorausgesetzt, dass die Faktoren Räubertum und Konkurrenz tatsächlich die Abundanzen der Systemelemente regulieren, so sollten die Ergebnisse aus dem Modell weitgehend mit den Beobachtungen aus der Natur übereinstimmen. Dies sollte auch dann der Fall sein, wenn die Randfaktoren nur ungenügend bekannt sind und unter einer erheblichen Anzahl von Annahmen in das Modell eingeführt wurden. Je stärker Räubertum und Konkurrenz regulierend auf die Systemelemente wirken, um so mehr Fehler erträgt das Modell bezüglich der Annahmen zu den Randfaktoren.

3.2. ANNAHMEN UND FORMULIERUNG DES MODELLS

Bei der Formulierung des Modells ging ich von folgenden Annahmen aus:

1. Die Randfaktoren Siedeln und Immigration garantieren ein Biomasseneinkommen, das von den Ereignissen im System unabhängig ist.
2. Bei einem gegebenen Biomasseneinkommen regulieren die Faktoren Konkurrenz und Räubertum, sowie die Faktoren Körperwachstum und Tod der Beutetiere das Dichteverhältnis aller Systemelemente zueinander.
3. Interaktionen der drei Systemelemente mit anderen Tiergruppen aus dem Studienareal sind von untergeordneter Bedeutung; ihre Wirkung als regulierende Faktoren auf die Lebensgemeinschaft ist von geringem Ausmass und wird vernachlässigt.
4. Das Nahrungsangebot im Studienareal ist gering. Beide Seesternarten nützen es deshalb maximal aus.
5. Auf veränderte Bedingungen im Nahrungsangebot reagieren beide Seesternarten mit Diffusion über die Systemgrenzen. Die Diffusionsrichtung hängt damit von den Ereignissen (Veränderungen im Nahrungsangebot) innerhalb des Systems ab.
6. Subadulte *A. bispinosus* immigrieren periodisch in das Studienareal.

3.2.1. Anzahl Systemelemente

Im einfachsten Fall lässt sich das System mit drei Elementen (zwei Seesternarten und einer gemeinsamen Beute) modellhaft beschreiben. In einem solchen Modell wird allerdings das Konkurrenzkriterium "Ueberschneidung der Ressourcen" nicht erfasst. Um diesem Kriterium gerecht zu werden, wurden

drei Grössenklassen von Beutetieren eingeführt; eine Klasse kleiner Beutetiere (X_3) mit einer maximalen Körperlänge von 1 bis 2 Millimeter, die mehrheitlich von *A. bispinosus* erbeutet wird, eine Klasse mittelgrosser Beutetiere (X_4), 2 bis 12 Millimeter, die von beiden Seesternarten ähnlich konsumiert wird und eine Klasse grosser Beutetiere (X_5), 12 bis 24 Millimeter, die nahezu nur von *A. aranciatus* erbeutet wird. Diese Unterteilung wurde aufgrund der in Tabelle 3 aufgeführten Zahlenwerte für $*P_{1i}(T)$ und $*P_{2i}(T)$ vorgenommen. Die Trennung der Klassen X_3 und X_4 ist willkürlich festgelegt. Eine Trennung wäre auch bei 4 Millimeter möglich. Eindeutiger liegen die Verhältnisse zwischen X_4 und X_5 . Bei einer maximalen Beutetierlänge von zwölf Millimeter scheint für *A. bispinosus* eine morphologische Grenze erreicht; grössere Beutetiere werden von dieser Art nur selten aufgenommen.

Mit der Aufteilung der Beutetiere in drei Grössenklassen beschreibt das Modell ein aus fünf Elementen bestehendes System; zwei Seesternarten und drei Beutetierklassen (Abb. 5). Die Aenderungen der Bestandesdichten (X_i) ($i = 1-5$) im Zeitverlauf ist für jedes Element durch eine Differentialgleichung bestimmt. Jede Gleichung setzt sich aus einem oder mehreren der in Abschnitt 2.2. beschriebenen Faktoren zusammen. Es gilt:

$$\dot{X}_1 = +/- \text{ Diffusion}$$

$$\dot{X}_2 = +/- \text{ Diffusion}$$

+ Immigration

- Räubertum durch X_1

$$\dot{X}_3 = + \text{ Siedeln}$$

- Räubertum durch X_1 und X_2

- Abgang durch Wachstum nach X_4

$$\dot{X}_4 = + \text{Ueberlebende von } X_3$$

- Räubertum durch X_1 und X_2

- Abgang durch Wachstum nach X_5

$$\dot{X}_5 = + \text{Ueberlebende von } X_4$$

- Räubertum durch X_1 und X_2

- übrige Abgänge

3.2.2. Differentialgleichungen für die Beutetiere

In ihrer Gesamtheit ist die Beutepopulation durch Siedeln, Wachstum und Räubertum definiert, ausserdem durch Abgänge, die nicht auf Räubertum durch Seesterne beruhen.

Die kleinste Beutetierklasse siedelt periodisch in das Studienareal. Die Siedlungsrate lässt sich mit einer Funktion der Form

$$s(t) = c_7(1 + \cos(\omega(t - t_2)))$$

beschreiben. Mit $\omega = 2 \pi / 360$ wird die Einheit der Integrationsschritte und damit das Zeitintervall Δt auf annähernd einen Tag festgelegt. Die Zahlenwerte für t_2 und c_7 bestimmte ich anhand einer einfachen Simulation von X_3 im Jahresverlauf.

Die Wachstumsraten (v_i ; $i = 3$ bzw. 4) der Beutetiere schätzte ich aus Angaben von Massé (1971a, b und c) und aus eigenen Beobachtungen. Ist v_i der prozentuale Anteil der Beuteklasse i , der im Zeitintervall Δt zur Klasse $i + 1$ heranwächst, so wird v_i als Teil des Produktes $v_i X_i$ in das Modell eingeführt.

Die Räuberraten, mit denen *A. aranciacus* (a_i) und *A. bispinosus* (b_i) Beutetiere fressen, werden im Modell als Konstante behandelt; sie sind aus den im Feld bestimmten Raten $*a_i(T)$ und $*b_i(T)$ (Tab. 4) gemittelt. Damit unterstelle ich das Fressverhalten beider Seesternarten einer funktionellen Reaktion (functional response) des Typus I (Holling, 1959), bei der mit zunehmendem Nahrungsangebot die Anzahl der von einem Räuber erbeuteten Individuen linear ansteigt. Diese Annahme entspricht kaum dem wirklichen Verhalten der Seesterne in der Natur. Vielmehr liegt die Vermutung nahe, dass beide Seesternarten auf ein erhöhtes Nahrungsangebot mit der konvex verlaufenden funktionellen Reaktion des Typus II (Holling, 1959) reagieren. In einer früheren Arbeit (Schärer, 1978) bestätigt sich diese Annahme für *A. bispinosus*. Ist jedoch das Nahrungsangebot durchschnittlich gering (Annahme 4), so sind die funktionellen Reaktionen vom Typus I und II ähnlich. Es ist deshalb vertretbar, die Räuberraten a_i und b_i im Modell als Konstante zu verwenden.

Es bleibt noch die Sterberate d_5 für die fünfte Beuteklasse zu definieren. Sie ist der prozentuale Anteil aus X_5 , der im Zeitintervall Δt stirbt oder von Räubern erbeutet wird, die nicht Seesterne sind. Im Modell wird diese Rate als Teil des Produktes $d_5 X_5$ eingeführt. Ihr Zahlenwert wurde im Verlaufe der Feldarbeiten nicht bestimmt; er wurde durch eine Schätzung aus den Simulationen gewonnen (Abschnitt 4.3.).

Die vollständigen Differentialgleichungen für die Beutetiere lauten damit:

$$\dot{X}_3 = s(t) - a_3 X_3 X_1 - b_3 X_3 X_2 - v_3 X_3$$

$$\dot{X}_4 = v_3 X_3 - a_4 X_4 X_1 - b_4 X_4 X_2 - v_4 X_4$$

$$\dot{X}_5 = v_4 X_4 - a_5 X_5 X_1 - b_5 X_5 X_2 - d_5 X_5$$

3.2.3. Differentialgleichungen für die Seesternarten

Die Diffusionsrichtung beider Seesternarten ist vom Nahrungsangebot abhängig (Annahme 5, Abschnitt 3.2.). Sie ist im wesentlichen durch drei Grössen bestimmt: durch den minimalen Nahrungsbedarf (Q) für ein Seesternindividuum im Zeitintervall Δt , durch die im Zeitintervall Δt für die Seesterne verfügbare Biomasse an Nahrung (N) und schliesslich durch eine Diffusionskonstante (m). Der Faktor Diffusion wurde für *A. aranciacus* in der Form

$$m_1(X_1 - X_1(c_1Q_{11} + Q_{12} / c_1N_{11} + N_{12}))$$

und für *A. bispinosus* in der Form

$$m_2(X_2 - X_2(Q_2r_2(t) / N_2r_2))$$

in das Modell eingeführt. Die Diffusionskonstanten m_1 und m_2 sind abhängig von der Grösse und der Form des Studienareals sowie von der Distanz, die ein Seestern im Zeitintervall Δt zurücklegt (Pabst, in Vorbereitung). Für *A. aranciacus* setzt sich der minimale Nahrungsbedarf aus der durchschnittlichen Biomasse erbeuteter *A. bispinosus* im Zeitintervall Δt (Q_{11}) und der durchschnittlichen Biomasse aller übrigen im Zeitintervall aufgenommenen Beutetiere (Q_{12}) zusammen. Mit der Annahme, dass für *A. aranciacus* das Erbeuten von *A. bispinosus* mit einem relativ grossen Energieaufwand verbunden ist (Abschnitt 4.2.), führte ich noch zusätzlich die Konstante c_1 (<1) ein; fortan bezeichne ich diese Konstante als Biomassenfaktor. Damit wird der Nettoenergiegewinn, den *A. aranciacus* für eine aufgenommene Biomasseneinheit *A. bispinosus* erreicht, kleiner als für eine aufgenommene Biomasseneinheit übriger Beutetiere. Der minimale Nahrungsbedarf für *A. bispinosus* (Q_2) wurde zusätzlich mit dem Quotienten $r_2(t)/r_2$ erweitert. $r_2(t)$ ist die mittlere Biomasse von *A. bispinosus* zum Zeitpunkt t ; sie variiert mit der Immigrationsrate $i(t)$, mit welcher subadulte *A. bispinosus* in das Studienareal einwandern. r_2 ist die über die gesamte Beobachtungszeit aus den Werten $*r_2(T)$ gemittelte Biomasse von *A. bispinosus*. Mit dieser Erweiterung wird berücksichtigt, dass kleine Individuen von *A. bispinosus* weniger Nahrung aufnehmen als grosse Individuen. N_{11} bezeichnet die

im Zeitintervall Δt für *A. aranciacus* verfügbare Biomasse an *A. bispinosus*, N_{12} den entsprechenden Wert für die übrigen Beutetiere und N_2 die im Zeitintervall Δt für *A. bispinosus* verfügbare Biomasse an Beutetieren.

Mit dem Verlauf der Körpergrößenverteilungen von *A. bispinosus* aus dem Studienareal und aus der Zosterazone im Jahresverlauf (Abb. 6 und Absatz 4.1.1.) kann angenommen werden, dass subadulte *A. bispinosus* periodisch, im Winter und im Frühjahr, in das Studienareal einwandern. Eine Immigrationsrate ($*i(T)$) konnte im Feld nicht direkt bestimmt werden. Gehe ich jedoch von der Annahme aus, dass von *A. aranciacus* erbeutete *A. bispinosus* ersetzt werden, so gilt in der Annäherung:

$$*i(T) = *a_2(T) * X_1(T) * X_2(T) \quad .$$

Die im Modell verwendete Immigrationsrate für *A. bispinosus* lässt sich analog der Siedlungsrate für die Beutetiere formulieren:

$$i(t) = c_2(1 + \cos(\omega(t - t_1))).$$

Für diesen Ausdruck sind die Zahlenwerte für t_1 und c_2 gleichfalls mittels einer einfachen Simulation schätzbar. Immigrieren vorwiegend subadulte *A. bispinosus* in das Studienareal, so hat die im Modell für die Art verwendete mittlere Biomasse zum Zeitpunkt t ($r_2(t)$) ihr Minimum bei einer maximalen Immigrationsrate. Im Modell kann dazu eine lineare Beziehung der Form

$$r_2(t) = c_3 - c_4 i(t)$$

angenommen werden. Durch eine einfache lineare Regression von $*r_2(T)$ nach $*i(T)$ aus den Felddaten sind c_3 und c_4 schätzbar. Schmid (1980) zeigte experimentell, dass *A. aranciacus* vor allem subadulte *A. bispinosus* erbeutet. Dies entspricht auch den Beobachtungen, dass sich die im Feld bestimmte Räuberrate $*a_2(T)$ umgekehrt proportional zur mittleren Biomasse von *A. bispinosus* verhält. Für das Modell formulierte ich diesen Zusammenhang wiederum mit einer linearen Beziehung; sie lautet:

$$a_2(t) = c_5 - c_6 r_2(t) \quad ;$$

c_5 und c_6 sind auch in diesem Fall mit einer einfachen linearen Regression von $*a_2(T)$ nach $*r_2(T)$ bestimmt (Abb. 9).

Die Zahlenwerte für $*r_2(T)$, $*a_2(T)$ und $*i(T)$ sind in Tabelle 7 zusammengefasst. Die vollständigen Differentialgleichungen für die Seesterne heißen für *A. aranciacus*

$$\dot{X}_1 = m_1(X_1 - X_1(c_1 Q_{11} + Q_{12} / c_1 N_{11} + N_{12}))$$

und für *A. bispinosus*

$$\dot{X}_2 = m_2(X_2 - X_2(Q_2 r_2(t) / N_2 r_2)) - a_2(t) X_1 X_2 + i(t) .$$

4. ERGEBNISSE

4.1. DIE SYSTEMELEMENTE IM JAHRESVERLAUF

4.1.1. Dichte und Körpergrössenverteilung beider Seesternarten

Die Dichteschätzungen für *A. aranciatus* variierten im Jahresverlauf (Abb. 12a). Auf den Probefeldern wurde die Art im Winter häufiger gefunden als im Sommer. Allerdings liegt der Grund vermutlich nicht in Populationschwankungen, sondern eher in der jahreszeitlichen Wanderung von *A. aranciatus* (Pabst und Vicentini, 1978; Pabst in Vorbereitung). Die Art hält sich im Winter vermehrt im tieferen Bereich des Studienareals auf, wo sich auch die Probefelder befanden. Die Dichteschätzungen für *A. bispinosus* zeigen konstantere Werte. Einzig auf dem Feld F₂ wurden im März mit 0,38 Individuen auf 100 Quadratmetern weniger *A. bispinosus* gezählt als zu den übrigen Jahreszeiten. Damit kann allenfalls ein gegenläufiger Trend der Dichteschwankungen beider Seesternarten vermutet werden. Jost (1979) zeigte, dass *A. bispinosus* auf ein lokal gehäuftes Auftreten von *A. aranciatus* mit Abwandern reagierte.

Im Studienareal und in der Zosterazone variierten die Anteile der Körpergrössen von *A. aranciatus* wenig, diejenigen von *A. bispinosus* im Studienareal beträchtlich und in der Zosterazone mässig (Abb. 6); im Sommer und im Herbst waren die Tiere im Studienareal grösser als in der Zosterazone. Im Studienareal wurden zu dieser Zeit subadulte *A. bispinosus* kaum beobachtet. Im Winter und im Frühjahr veränderten sich die prozentualen Anteile im Studienareal zugunsten kleiner Individuen und glichen sich der Verteilung in der Zosterazone an. Aus diesen Befunden schliesse ich, dass

subadulte *A. bispinosus* periodisch im Winter und im Frühjahr aus der Zosterazone in das Studienareal einwandern. Der mathematische Ansatz zu einer entsprechenden Einwanderungsrate ($i(t)$) wurde im Absatz 3.2.3. vorgestellt.

4.1.2. Dichte und Körpergrößenverteilung der Beutepopulation

Die Dichte und Zusammensetzung der Beutepopulationen aus der Makrofauna im Studienareal entsprechen angenähert den Beobachtungen von Ribi am selben Ort im Sommer 1975 und im Winter 1976 (Ribi, 1978).

Die Änderungen der drei Komponenten Zusammensetzung, Dichte und Körpergrößenverteilung im Jahresverlauf lassen auf eine hohe Sterberate und als Folge davon eine hohe Umsatzrate der Beutepopulationen schliessen. Die Dichte einzelner Beutetierarten variiert im Jahresverlauf beträchtlich. Arten, die im Sommer häufig sind, fehlen im Winter oder sind dann selten (Tab.5). Die meisten Individuen sind klein; grössere Exemplare, die zur Beuteklasse X_5 gehören, wurden selten beobachtet (Tab.6). Bezüglich ihrer Dichte und Körpergrößenverteilung verhalten sich die Populationen der Muscheln und *Echinocardium* sp. ähnlich. Ohne die Muschelart *Ensis ensis* liefern diese Tiere, als Gruppe zusammengefasst, die im Modell verwendeten Anfangswerte von X_3 , X_4 und X_5 (Tab 6b), sowie einen Teil der Berechnungsgrundlagen für die Räuberraten a_i , b_i und die Siedlungsrate $s(t)$ für X_3 . Diese Gruppe von Beutearten wurde während den Monaten Mai und Juni häufig und in kleinen Körpergrößen gefunden; im weiteren Verlauf des Jahres nimmt dann die Dichte, bei zunehmender mittlerer Körpergrösse der Tiere, stetig ab und erreicht im folgenden März ein Minimum. Mit den variierenden Dichten der gewählten Beutepopulation kann die Siedlungsrate $s(t)$, wie in Absatz 3.2.1. vorgestellt, als einfache, periodische Funktion in das Modell eingeführt werden. Mit der verwendeten Methode des Aussiebens (Maschenweite 1 mm) erreicht die Siedlungsrate ihr gemessenes Maximum in den Monaten Mai und Juni. Da frisch metamorphosierte Beutetiere kleiner als ein Millimeter sind, dürfte die tatsächliche Spitze des Siedlungsvorganges ein bis zwei Monate früher liegen.

Die im Modell nicht verwendeten Beutearten tragen relativ wenig zum gesamten Nahrungsangebot bei (Abb. 7 und Tab. 5). Für die schlanke Muschelart *Ensis ensis* wäre eine eigene, von der Körperlänge abgeleitete Biomassenberechnung erforderlich, worauf man die Art separat mit verschiedenen Körperlängen in das Modell einführen könnte. Ebenso hätte das gehäufte Auftreten der Gastropoden im Herbst nach einer weiteren, gesondert behandelten Beutegruppe verlangt. Um das Modell nicht mit unbedeutenden Variablen zu überladen, wurden diese Beutearten nicht berücksichtigt.

4.1.3. Nahrungszusammensetzung und Räuberraten beider Seesternarten

Die Häufigkeit, mit der jede Beuteart gefressen wird, entspricht ungefähr ihrer Häufigkeit im Nahrungsangebot; geringfügige Abweichungen davon beruhen auf unterschiedlichen Effizienzen, mit denen die Seesterne Beutetiere fressen (Ribi, 1978). Abgesehen davon, dass *A. bispinosus* von *A. aranciatus* erbeutet wird, unterscheiden sich die Nahrungszusammensetzungen beider Seesternarten nach Beutearten kaum. Im Vergleich zum Angebot werden Gastropoden und *Echinocardium sp.* von *A. aranciatus* leicht überproportional, von *A. bispinosus* leicht unterproportional erbeutet; die umgekehrte Aussage lässt sich für die Beutegruppe der Bivalvier machen (Abb. 8). Stärker als nach Arten unterscheiden sich die Nahrungszusammensetzungen nach den Körpergrößen aufgenommener Beutetiere (Tab. 3). In Tabelle 4 sind die daraus resultierenden Räuberraten $*a_i(T)$ und $*b_i(T)$ für die drei, nach Körpergrößen definierten Beuteklassen zu verschiedenen Jahreszeiten aufgeführt. Während *A. bispinosus* kleinste Beutetiere (X_3) mit grosser Effizienz erbeutet und die Räuberraten beider Seesternarten für die mittlere Beuteklasse (X_4) etwa im selben Bereich liegen, frisst *A. aranciatus* grosse Beutetiere (X_5) häufiger als *A. bispinosus*. Interessant ist die Beobachtung, dass bei einer hohen Bestandesdichte der Beuteklasse X_3 in den Monaten Mai bis August auch die Räuberrate von *A. bispinosus* für diese Beuteklasse höher liegt als zu den übrigen Jahreszeiten. Offenbar kann *A. bispinosus* auf ein erhöhtes Auftreten einer Beutegruppe im Nahrungsangebot mit einer gesteigerten Räuberrate auf die

entsprechende Beutegruppe reagieren. Dieses "switching" beobachtete auch Rickenbacher (1980) im Experiment mit *A. aranciacus*. Ebenso variieren die Räuberraten von *A. aranciacus* und *A. bispinosus* auf die Beuteklassen X_4 und X_5 ; auf X_4 weniger als auf X_5 . Allerdings sind in diesen Schwankungen keine deutlichen Tendenzen erkennbar. Wie bereits im dritten Abschnitt besprochen, werden die Räuberraten a_i und b_i im Modell konstant gehalten; ihre aus $*a_i(T)$ beziehungsweise $*b_i(T)$ gemittelten Werte sind in Tabelle 4 aufgeführt.

Durch Multiplizieren der Räuberrate mit der Bestandesdichte des Räubers erhält man den nach Murdoch und Oaten (1975) definierten Räuberdruck RO. Dieses flächenunabhängige Mass gibt den Anteil der Beutepopulation an, der im Zeitintervall (Δt) durch die gesamte Räuberpopulation gefressen wird. Mit 0-16 Prozenten ist der Räuberdruck, den *A. aranciacus* auf *A. bispinosus* ausübt, recht hoch und übertrifft zum Teil den Räuberdruck (1-4 %), mit dem beide Seesternarten zusammen auf die gesamte Beutepopulation wirken (Tab. 8). Der wahre Wert des berechneten Räuberdruckes von 16.35 Prozenten, dem *A. bispinosus* im März ausgesetzt ist, liegt vermutlich tiefer, da, wie zu Beginn dieses Abschnittes besprochen, die Dichte von *A. aranciacus* für diese Jahreszeit überschätzt wurde. Aufgrund der im Jahresverlauf variierenden Räuberrate ($*a_2(T)$) und Körpergrösse von *A. bispinosus* erwarte ich trotzdem für die Monate Dezember bis März einen maximalen Räuberdruck auf *A. bispinosus*. Im März wurde eine maximale Räuberrate bei einer minimalen mittleren Biomasse ($*r_2(T)$) der Individuen von *A. bispinosus* beobachtet; im Oktober liegen die Verhältnisse umgekehrt. Die beiden Grössen Räuberrate und Biomasse waren mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von weniger als einem Prozent umgekehrt proportional korreliert (Abb. 9). Daraus darf jedoch nicht geschlossen werden, dass die mittlere Körpergrösse, beziehungsweise die mittlere Biomasse von *A. bispinosus*, notwendigerweise direkt die Räuberrate $*a_2(T)$ bestimmt. Dass jedoch eine Beziehung zwischen den beiden Grössen besteht, zeigt auch der Befund, dass *A. aranciacus*, ausser im März (die mittlere Biomasse von *A. bispinosus* ist zu diesem Zeitpunkt ohnehin gering), kleine *A. bispinosus* überproportional zum Angebot frisst (Abb. 6). Ueber das Jahr gemittelt betrug die mittlere Biomasse eines erbeuteten *A. bispinosus* 1290 Milligramm Trockengewicht, was einem mittleren Körperradius von 64 Millimeter entspricht.

4.1.4. Die Gonadengewichte von *A. bispinosus* im Jahresverlauf

In Abbildung 10 sind die mittleren Gonadengewichte von *A. bispinosus* im Jahresverlauf aus dem Studienareal und aus der Nordzone dargestellt. Mit dem Maximum der Gonadengewichte im Monat Juni ist für diese Jahreszeit eine Abgabe der Geschlechtsprodukte im Studienareal zu erwarten. In der Nordzone zeigte sich keine Veränderung der Gonadengewichte im Zeitverlauf. Die Reproduktionsrate dürfte dort also gering sein.

4.2. DICHTe UND NAHRUNGszUSAMMENSETZUNG BEIDER SEESTERNARTEN IM AUSSCHLUSSVERSUCH

Im Feld V_1 (*A. bispinosus* abgesammelt) nahm die Bestandesdichte von *A. aranciacus* im Verlaufe des Versuches langsam zu und erreichte im August ein Maximum. Entsprechend waren in der zweiten und dritten Versuchsphase die errechneten Testwerte zur mittleren Dichte im Versuchsfeld signifikant grösser als in den Kontrollfeldern (Tab. 9). Während der Zeitabschnitte Juni, Juli und August waren auch die mittleren Anzahlen der in den Nahrungsproben aufgefundenen Beutetiere verschieden; ein Individuum von *A. aranciacus* erbeutete im Versuchsfeld signifikant mehr Tiere als im Kontrollfeld (Tab. 10). Mit einem Befund von Jost (in Vorbereitung), der zeigte, dass *A. aranciacus* auf ein künstlich erhöhtes Nahrungsangebot mit einer lokalen Dichtezunahme reagierte, lässt sich das Verhalten der Art dahin deuten, dass mit dem Fehlen von *A. bispinosus* und dem damit reduzierten Räuberdruck auf die Beuteklasse X_3 das Nahrungsangebot im Verlaufe des Versuches zunahm. Die vorliegenden Ergebnisse zeigen, dass *A. bispinosus* einen erheblichen kompetitiven Schaden auf *A. aranciacus* ausübt. Dieser dürfte im Zeitraum Mai bis Juni, mit der maximalen Siedlungsrate der Beuteklasse X_3 , seinen Jahreshöchstwert erreichen. Allerdings manifestiert er sich für *A. aranciacus* verzögert, da Beutetiere von weniger als zwei Millimeter (X_3) von ihm nur selten aufgenommen werden und das Biomasseneinkommen aus dieser Beuteklasse unbedeutend ist. Die für *A. aranciacus* kritische Grösse erreichen die frisch gesiedelten Tiere in den Monaten Juni bis August, zu einem Zeitpunkt also, bei dem die Dichte von *A. aranciacus* im Feld V_1 zunahm.

In Tabelle 11 sind die durchschnittlichen Seesternbiomassen aus den verschiedenen Feldern für den letzten Zeitabschnitt aufgeführt. Im Feld V_1 nahm die Biomasse von *A. aranciatus* im Verlauf des Versuches zu und erreichte im dritten Zeitabschnitt nahezu den doppelten Wert wie in V_2 . Ebenso lag die gesamte Seesternbiomasse im Feld V_1 höher als in den Feldern K und V_2 . Dieser Vergleich zeigt, dass *A. bispinosus*, bei einer konstanten eigenen "carrying capacity", durch sein überausbeuterisches Verhalten möglicherweise die "carrying capacity" von *A. aranciatus* zu reduzieren vermag (Absatz 4.2.2.). Die Dichtezunahme von *A. aranciatus* aufgrund der Absenz von *A. bispinosus* entspricht nicht der Erwartung, die der Biomassenumsatz im System vermuten lässt. Dieser kann mit den vorhandenen Daten allerdings nur in der Annäherung geschätzt werden. Die energetischen Verhältnisse, wie sie auf den Kontrollfeldern und für die Dauer der Ausschlussexperimente vorlagen, zeigt Abbildung 11. Mit einem Anteil aus 50 und mehr Prozenten von *A. bispinosus* am Biomassenumsatz von *A. aranciatus* müsste die Dichte von *A. aranciatus* nach dem Entfernen von *A. bispinosus* mindestens zu Beginn des Versuches beträchtlich abnehmen. Der unerwartete Befund aus dem Versuch ist verständlich, wenn wenigstens eine der folgenden Möglichkeiten zutrifft:

1. Das Nettoenergieeinkommen, definiert als Energiedifferenz aus Ertrag und Aufwand, ist pro Biomasseneinheit *A. bispinosus* bedeutend geringer als pro Biomasseneinheit übriger Beutetiere. Wenige qualitative Beobachtungen im Feld sprechen dafür, dass diese Annahme richtig ist. Einem von *A. aranciatus* aufgespürten *A. bispinosus* muss, oft erfolglos, über weite Strecken nachgejagt werden. Gelingt die Verfolgung, so wird die Beute über Stunden und in Raten vom Angreifer aufgenommen. Gastropoden, Bivalvier und Echinocardien werden meist innerhalb weniger Minuten aufgespürt und gefressen.
2. Innerhalb der Population von *A. aranciatus* gibt es möglicherweise Individuen, die auf das Erbeuten von *A. bispinosus* spezialisiert sind. Allerdings konnte Tschudi (1980) im Studienareal keine solche Spezialisten auffinden. Ihre Existenz dürfte daher fraglich sein.

Durch das Einführen eines Biomassenfaktors (c_1 , Abschnitt 3.2.) im Modell wurde die erste, wahrscheinlichere Annahme mittels Simulation bei verschiedenen Bedingungen geprüft (Abschnitt 4.4.).

Auf dem Versuchsfeld V_2 wurde die Reaktion von *A. bispinosus* auf das Fehlen von *A. aranciatus* untersucht: kurz nach Versuchsbeginn nahm die mittlere Dichte von *A. bispinosus* im Versuchsfeld rasch zu und sank nach der ersten Versuchshälfte wieder auf ein ähnliches Niveau wie in den Kontrollfeldern (Tab. 9). Im ersten und zweiten Drittel der Versuchsdauer war die Dichte von *A. bispinosus* auf dem Versuchsfeld signifikant höher als auf den Kontrollfeldern; im letzten Drittel konnte kein Unterschied mehr festgestellt werden. Die Nahrungsproben aus Versuchs- und Kontrollfeld waren in keinem Zeitabschnitt verschieden (Tab 10). Mit der Reaktion von *A. bispinosus* auf das Fehlen von *A. aranciatus* kann angenommen werden, dass der Schaden, den *A. aranciatus* auf die Population von *A. bispinosus* ausübt, vermehrt auf die Räuber- Beute- als auf eine Konkurrenzbeziehung zwischen den beiden Arten zurückzuführen ist. Soll *A. aranciatus* ein wirkungsvoller Konkurrent sein, so müsste im Verlaufe des Versuches die mittlere Anzahl der in den Nahrungsproben von *A. bispinosus* gezählten Beutetiere im Versuchsfeld zunehmen. Allerdings ist damit ein Konkurrenzschaden auf *A. bispinosus* seitens *A. aranciatus* nicht auszuschliessen. Es ist wahrscheinlich, dass ein solcher existiert, jedoch durch die Räuberbeutebeziehung beider Arten überdeckt wird und mit der gegebenen Versuchsanordnung nicht feststellbar ist.

4.3. SIMULATIONEN IM JAHRESVERLAUF UND IM AUSSCHLUSSEXPERIMENT

Das vorliegende Modell ist deterministisch. Damit werden sich alle Systemelemente mit zunehmender Simulationsdauer, im gegebenen Fall ab einem t von ca. 720 Tagen, auf gleichbleibende, periodische Werte einpendeln. Diese sind von den eingegebenen Anfangswerten unabhängig. Die Übereinstimmung der Ergebnisse aus der Simulation des Jahresverlaufes mit den entsprechenden Dichteschätzungen aus dem Feld ist für die einzelnen Systemelemente recht unterschiedlich ausgefallen (Abb. 12). Bezüglich der

Dichten für *A. aranciacus* und *A. bispinosus* befriedigt das Modell, wenn der Vergleich von Feldbeobachtungen und Simulation auf die Jahresdurchschnitte beschränkt wird. Eine Beurteilung anhand der variierenden Dichten für *A. aranciacus* und *A. bispinosus* im Jahresverlauf ist wenig sinnvoll, zumal ein Teil der im Feld beobachteten Dichteschwankungen, wie schon erwähnt, vor allem bei *A. aranciacus* auf dessen jahreszeitliche Wanderung zurückzuführen ist (Absatz 4.1.1.). Für die Beuteklassen drei und vier beschreibt das Modell die Verhältnisse recht gut; die Werte für X_3 und X_4 variieren in der Simulation angenähert mit den beobachteten Werten. Für die fünfte Beuteklasse veränderte ich die unbekannterweise eingeführte Sterberate (d_5), bis die Jahresmittelwerte von X_5 aus der Simulation und der Beobachtung mehr oder weniger übereinstimmten. Mit einem d_5 von 0.05 pro Tag wurden die besten Resultate erreicht. Die auf diese Weise geschätzte Sterberate ist im Vergleich zu den Räuberraten a_5 und b_5 hoch und steht damit im Widerspruch zu der im Abschnitt 3.2. vorgestellten dritten Annahme, die eine geringe Konkurrenz für die Seesterne durch nicht im Modell berücksichtigte Räuber voraussagt.

Mit dem Uebereinstimmen der Jahresmittelwerte aus der Simulation und den Beobachtungen für X_1 und X_2 ist der qualitative Wert des Modells nicht unbedingt gesichert. Bessere Aussagen zur Güte des Modells liefern Vergleiche der Simulationen mit den Ergebnissen der Ausschlussversuche (Abb. 13). Die Reaktion von *A. bispinosus* auf das Fehlen von *A. aranciacus* zeigt in der Simulation eine befriedigende Annäherung an die Beobachtungen (Abb. 13b). Im umgekehrten Versuch reagiert in der Simulation *A. aranciacus* auf die Absenz von *A. bispinosus* weniger auffällig, als es die Beobachtungen hätten vermuten lassen. Ich führe diesen Umstand auf einen zu hoch angesetzten Biomassenfaktor ($c_1 = 0.5$) zurück, da die Dichte von *A. aranciacus* im Versuchsfeld zu Beginn der Simulation zunächst unter die Dichte aus dem Kontrollfeld abfiel. Wird c_1 um einen Faktor ($f > 1$) erhöht, so verstärkt sich diese Tendenz noch zusätzlich; umgekehrt gleichen sich bei einem um den Faktor $1/f$ abnehmenden Biomassenfaktor ($c_1 < 0.5$) die Ergebnisse aus der Simulation vermehrt dem Befund an (Abb. 13a). In ähnlicher Weise ändern sich auch die Simulationswerte für X_1 , wenn die Räuberrate $a_2(t)$ mit einem zusätzlichen Faktor f erhöht beziehungsweise um $1/f$ erniedrigt wird (Abb 13a).

4.4. AUSGEWAHLTE SIMULATIONEN MIT VARIIERENDEN PARAMETERN

Mittels Simulationen untersuchte ich das Verhalten des Systems auf variierende Parameter. Die Zahlenwerte der untersuchten Parameter änderte ich jeweils mit einem Faktor f im Bereich von maximal $1/16$ bis 16 entlang einer geometrischen Reihe. Die Ergebnisse sind in den Abbildungen 14 zusammengefasst.

"Ueberausbeutung": durch Variieren der Räuberrate b_3 kann der Schaden untersucht werden, den *A. bispinosus* durch sein überausbeuterisches Verhalten auf die eigene und auf die Population von *A. aranciacus* ausübt. Aus Abbildung 14a ist ersichtlich, dass zwischen den Faktoren $1/16$ und 1 gegenüber dem ursprünglichen Wert für b_3 die Population von *A. bispinosus* leicht und diejenige von *A. aranciacus* etwas stärker abnimmt. Bei einem Faktor grösser als 1 nimmt hingegen die Population von *A. bispinosus* stärker ab als diejenige von *A. aranciacus*. Dieser Befund lässt sich dahin deuten, dass sich Ueberausbeutung bis zu einem bestimmten Mass lohnen kann, indem, bis zu einem kritischen b_3 , die Population von *A. bispinosus* kaum, die Population von *A. aranciacus* jedoch relativ stark betroffen wird. Allerdings hätte ich mit einem variablen b_3 einschneidendere Veränderungen bezüglich der Populationsdichten beider Seesternarten erwartet. Die Befunde aus den Simulationen sind jedoch mit der Tatsache erklärbar, dass Beutetiere der Klasse X_3 nur während etwa $1/3$ des Jahres häufig auftreten, so dass sich die kompetitive Ueberlegenheit von *A. bispinosus* für diese Beutegruppe nur während einer kurzen Zeitspanne manifestieren dürfte. Eine etwas weiter gefasste Beuteklasse X_3 (1 bis 4 mm anstelle von 1 bis 2 mm) wäre dem relativ hohen Räuberdruck durch *A. bispinosus* länger ausgesetzt; damit könnten bei einem variierenden b_3 drastischere Veränderungen in den Simulationen erwartet werden.

"Biomassenfaktor c_1 ": Auch die Variation von c_1 um den Faktor $1/4$ bis 4 vom ursprünglichen Wert ($c_1 = 0,5$) ergab keine wesentlichen Änderungen für die Dichten beider Seesternarten (Abb. 14b). Der Grund zu dieser Beobachtung liegt vermutlich im Modellansatz. Mit der Summe aus $c_1 Q_{11}$ und Q_{12} definierte ich den minimalen Nahrungsbedarf im Zeitintervall Δt für *A. aranciacus*. Wird nun der Biomassenfaktor mit einem kleineren Wert einge-

setzt, so wird auch der minimale Nahrungsbedarf geringer. Dabei gewinnt die Biomasse der Beutetiere vermehrt an Bedeutung. Das heisst, je Biomasseneinheit an Beutetieren können mehr Biomasseneinheiten an *A. aranciacus* im Studienareal vorkommen. Die Dichte der Art ändert sich damit nur geringfügig und als Folge davon bleibt auch die Dichte von *A. bispinosus* nahezu unverändert.

"**Siedeln**": grosse Dichtänderungen zeigen beide Seesternarten auf eine veränderte Siedlungsrate der Beutetiere ($s(t)$ von X_3) durch Variieren der bestimmenden Konstante c_7 (Abb. 14c). Auf eine Variation der Siedlungsrate um den Faktor $1/4$ reduziert bis 4 reagiert *A. aranciacus* mit einer starken Zunahme der Dichte. Die Population von *A. bispinosus* zeigt eine maximale Dichte bei einer Siedlungsrate, die im Bereich des Anfangswertes für c_7 liegt. Dieses Dichtemaximum von *A. bispinosus* ist damit erklärbar, dass in der gegebenen Situation die Dichte von *A. aranciacus* bei einem erhöhten Nahrungsangebot rascher ansteigt als diejenige von *A. bispinosus*; bei einer Siedlungsrate, die um den Faktor 2 über dem ursprünglichen Wert liegt, erreicht dann der Räuberdruck auf *A. bispinosus* einen Schwellenwert, so dass die Abgänge erbeuteter *Ab* grösser sind, als die durch das gesteigerte Nahrungsangebot ermöglichten Einwanderungen.

"**Räuberraten, a_3 , a_4 , a_5 und $a_2(t)$** ": wird für *A. aranciacus* eine grössere Räuberrate auf *A. bispinosus* ($a_2(t)$) eingesetzt, so müssen bei einem konstanten Zeitbudget die Raten (a_3 bis a_5), mit denen die Art übrige Beutetiere aufnimmt, erniedrigt werden. Für die Simulationen änderte ich die Räuberraten nach folgendem Muster: wird $a_2(t)$ mit dem Faktor f multipliziert, so werden die übrigen Räuberraten mit dem reziproken Wert von f multipliziert ($f = 1/4$ bis 4). Aus den Simulationen ist erkennbar, dass mit einem zunehmendem $a_2(t)$ beziehungsweise abnehmenden a_3 bis a_5 die Populationsgrösse von *A. aranciacus* nahezu unverändert bleibt, die von *A. bispinosus* jedoch stark abnimmt (Abb. 14d). Diese Simulationsergebnisse zeigen, dass *A. bispinosus* vor allem durch Räubertum seitens von *A. aranciacus* kontrolliert wird. Ein kompetitiver Schaden von *A. aranciacus* auf *A. bispinosus* ist auch bei relativ hohen Werten von a_3 bis a_5 nicht erkennbar.

5. DISKUSSION

In der Oekologie oft beschrieben und diskutiert ist die Frage nach der Bedeutung von Konkurrenz für die Struktur und Stabilität einer Lebensgemeinschaft. In der vorliegenden Arbeit konnte ich zeigen, dass ein lokal begrenztes Oekosystem bei einem gegebenen Biomasseneinkommen durch behindernde Konkurrenz (interference competition) und Uebersausbeutung (overexploitation), beides Konkurrenzmechanismen, reguliert wird. Diese Vorgänge konnten im Modell mathematisch formuliert und in der Simulation nachvollzogen werden. Die Ergebnisse aus meinen Ausschlussversuchen zeigen, dass mit dem Modell die Situation in der Natur näherungsweise richtig dargestellt wurde.

5.1. AUSSCHLUSSVERSUCHE

Ausschlussversuche, wie sie als klassische Methode in der Feldökologie zur Anwendung kommen, geben zuweilen Hinweise über den kompetitiven und auch räuberischen Schaden, den eine Art anderen Arten einer Lebensgemeinschaft zuführen kann. Mit diesem Vorgehen wurde die Bedeutung von Konkurrenz und Räubertum schon recht häufig dokumentiert (z.B.: Connell, 1961, 1970; Paine, 1966, 1969, 1971; Dayton, 1971; Menge, 1972; Menge und Menge, 1974; Benke, 1978; Abramsky et al., 1979; Hairston, 1980; Kareiva, 1982). Meistens wurde dabei mit Arten aus den oberen Rängen des Nahrungsnetzes gearbeitet. Die dabei oft positiven Befunde zu Konkurrenzuntersuchungen deuten darauf hin, dass auf dieser Ebene des trophischen Gefüges Konkurrenz eine bedeutende Rolle zur Strukturierung einer Lebensgemeinschaft übernimmt. Allerdings schränkt Benke (1978) ein, dass positive Ergebnisse bei Ausschlussversuchen mit Vorsicht gedeutet werden

müssen, und Menge (1979) verlangt für den Konkurrenznachweis neben dem experimentellen Befund auch das Wissen über die Konkurrenzmechanismen. Problematisch scheinen vor allem Ausschlussversuche innerhalb komplexer Systeme (Benke, 1978), da mit dem Fernhalten einer Art gleichzeitig verschiedene Komponenten des Systems beeinflusst werden können, so dass sich die beobachteten Veränderungen nicht direkt auf die ferngehaltene Art zurückführen lassen (Southwood, 1966). Umgekehrt bedeutet ein negativer Befund nicht zwingend, dass die vermutete Interaktion für ein System unwichtig ist, zumal Konkurrenz nicht kontinuierlich auftreten muss (MacArthur, 1972) und deren Intensität auch jahreszeitlichen Schwankungen unterworfen sein kann. Unter diesen Aspekten wird es, neben einem Vergleich der Abundanzen des potentiellen Konkurrenten aus Versuch und Kontrolle, notwendig, auch Daten, die Einsicht in die Konkurrenzmechanismen vermitteln, aufzunehmen. Die Zunahme der von *A. aranciacus* gefressenen Beutetiere bei Abwesenheit von *A. bispinosus* weist denn auch deutlich auf die Existenz von Uebersausbeutung seitens von *A. bispinosus* hin. Zusätzliches Wissen über die Abundanzen der Beutepopulationen in Versuchs- und Kontrollfeldern hätten diese Annahme allerdings noch erhärten können; die Beutepopulationen müssten, bei Uebersausbeutung durch *A. bispinosus*, im Versuchsfeld grösser sein als im Kontrollfeld. In entsprechender Weise zeigen die Nahrungsuntersuchungen von *A. bispinosus* aus dem Versuchsfeld, bei Abwesenheit von *A. aranciacus*, und aus dem Kontrollfeld, dass *A. aranciacus* vor allem über den Mechanismus der behindernden Konkurrenz und weniger über ausbeuterische Konkurrenz die Population von *A. bispinosus* kontrolliert. Auch in diesem Fall hätten Untersuchungen zur Beutedichte mehr Klarheit verschafft; erwartungsgemäss müsste die Bestandesdichte im Versuchsfeld gleich oder kleiner sein als im Kontrollfeld.

Verschiedentlich wurde versucht, aus den experimentellen Befunden den Konkurrenzkoeffizienten α direkt zu bestimmen und diesen mit dem aus den Nischenüberlappingsindices berechneten α zu vergleichen. Die dabei gefundenen Werte stimmen oft recht gut überein. Zwei Beispiele dazu: Abramsky et al. (1979) schätzten aus dem Experiment mit zwei Mäusearten ein α von 0.06 und berechneten den gleichen Wert aus den Nahrungs- und Habitatsüberlappingsindices. Högsted (1980) bestimmte in einem zweijährigen Ver-

such mit Elstern und Dohlen, bei dem Dohlen in einem Elsternterritorium angesiedelt wurden, einen Konkurrenzkoeffizienten α von 0.43. Dieser Wert, der ein Mass für den Schaden darstellt, den die Dohlen den Elstern zufügten, war nur wenig kleiner als die erwarteten Werte von 0.58 und 0.54, die sich aus Vergleichen der Morphologie, der Habitataufteilung und des Fressverhaltens einerseits, sowie der Nahrungszusammensetzung andererseits berechnen liessen. Für solche Vergleiche muss nach meiner Meinung auf folgende, in der vorliegenden Arbeit nicht erfüllte Voraussetzungen geachtet werden:

1. Die Ausschlussversuche sollten über einen längeren Zeitraum durchgeführt werden, da jahreszeitliche Variationen der Bedingungen unterschiedliche Konkurrenzverhältnisse erwarten lassen. Mit den Beobachtungen im Jahresverlauf konnte ich denn auch zeigen, dass der Konkurrenzdruck von *A. bispinosus* auf *A. aranciacus* im Frühsommer grösser und im Winter vermutlich kleiner war.
2. Zur Berechnung des α 's aus den Nischenüberlappingsindices müssen alle gemeinsamen Ressourcendimensionen erfasst werden können, was mit dem vorhandenen Datenmaterial nicht möglich ist.
3. Die Konkurrenzbeziehung darf nur ausbeuterische und nicht behindernde Konkurrenz beinhalten, da es schwerfallen dürfte, das Verhaltenselement des "Weghassens" und Erbeuten des potentiellen Konkurrenten mit einem Zahlenwert festzuhalten.

Für die beiden oben aufgeführten Arbeiten sind Punkt 1 und vielleicht auch Punkt 2 erfüllt, Punkt 3 jedoch nicht; Högstäd beobachtete und Abramsky et al. vermuteten behindernde Konkurrenz in den von ihnen untersuchten Systemen. Der Vergleich des aus dem Experiment resultierenden α 's mit dem aus den Nischenüberlappingsindices berechneten α wird damit zweifelhaft und verliert an Bedeutung. Das Bestimmen von α anhand langfristiger Ausschlussversuche bei gleichzeitigem Erfassen der kompetitiven Mechanismen scheint mir denn auch das aussichtsreichere Mittel, um die Bedeutung von Konkurrenz für natürliche Populationen zu beurteilen, als es der mühevollen Weg über das aus den Nischenüberlappingsindices berechnete α darstellt.

5.2. MODELL

Das vorgestellte Modell ist nichtlinear und deterministisch, und als ein taktisches oder als Simulationsmodell einzustufen. Es erfüllt den Zweck, eine naturgegebene Situation zu beschreiben und macht Voraussagen über Reaktionen des Systems bei veränderten Bedingungen. Mit den berücksichtigten Variablen, die ihre Werte im Jahresverlauf ändern, führt das Modell zu Oszillationen, deren Periode und Amplitude unabhängig von den eingegebenen Anfangswerten sind. Die Situation ist diesbezüglich vergleichbar mit der von Brauer (1977) und Cushing (1977) beschriebenen.

Den taktischen Modellen gegenüber stehen die strategischen oder analytischen Modelle. Diese bestechen durch eine elegante Mathematik und führen, zumindest bei linear eingeführten Differentialgleichungen, zu einer Lösung. Sie werden mit dem Ziel entwickelt, eine Basis zur allgemeinen Diskussion ökologischer Phänomene zur Verfügung zu stellen (May, 1974) und werden vor allem eingesetzt, wenn es um die Frage nach dem ökologischen Gleichgewicht, beziehungsweise um die Stabilität von Systemen geht. Unter diesem Gesichtspunkt sind solche Modelle ein wichtiges Hilfsmittel für die theoretische Oekologie und als solches auch akzeptiert. Selten jedoch dürfte ein strategisches Modell eine natürliche Lebensgemeinschaft auch nur näherungsweise beschreiben (Nisbet und Gurney, 1982) da die Komplexität natürlicher Systeme kaum mit einigen linearen Differentialgleichungen beschreibbar ist, und eine analytische Lösung damit ausgeschlossen wird. Geht es um die Beschreibung und mittelfristige Voraussagbarkeit biologischer Ereignisse im natürlichen Umfeld, so ist die Oekologie auf taktische Modelle angewiesen. Allerdings sind die meisten taktischen Modelle recht komplex und geben, im Gegensatz zu strategischen Modellen, selten Aufschluss über die Wirkungsweise von Interaktionsmechanismen. Geht man davon aus, dass ökologischen Daten häufig eine grosse Standardabweichung anhaftet, so lässt sich, mit einer genügend grossen Anzahl angepasster Parameter jedes System mit dem taktischen Verfahren beschreiben, ohne dass dabei die funktionellen Mechanismen bekannt sind. Gentil und Blake (1981), beide Anhänger taktischer Modelle, postulieren in diesem Zusammenhang einen Kompromiss zwischen Vereinfachung und Komplexität eines Modells. Danach vermögen zu einfach gehaltene Modelle die Situation nur

schlecht zu beschreiben; komplexe Modelle hingegen beschreiben zwar die Situation richtig, können jedoch die Bedeutung einzelner Interaktionstypen verwischen. Die Güte des taktischen Modells hängt damit unmittelbar von der Qualität der Beobachtungen am untersuchten System ab. Sind die vorhandenen Interaktionsmechanismen bekannt, so kann ein taktisches Modell entwickelt werden, das nicht nur die Situation richtig beschreibt, sondern auch Aufschluss über die Wirkungskraft der beobachteten Interaktionsmechanismen gibt.

Bei der Entwicklung des vorliegenden Modells versuchte ich, mit möglichst einfachen Ansätzen zu operieren. Soll das Modell das Verhalten der natürlichen Lebensgemeinschaft annähernd beschreiben, so ist allerdings eine bestimmte, situationsgebundene Komplexität vorgegeben. Im vorliegenden Fall ist diese bestimmt durch die Interaktionen, die im Studienareal beobachtet wurden, sowie durch die Randfaktoren, welche notwendigerweise bei einem offenen System zu definieren sind. Damit entstand die unbefriedigende Situation, dass die Komplexität des Modells die Anzahl möglicher, quantitativer Untersuchungen am System überschritt. Eine ganze Reihe von Grössen mussten damit anhand qualitativer Beobachtungen geschätzt werden. So stützen sich die Siedlungsrate ($s(t)$) und das Körperwachstum (v_3 und v_4) auf wenige, quantitativ nicht sehr verlässliche Daten; die Randfaktoren, Immigration von *A. bispinosus* und Diffusion beider Seesternarten, wurde lediglich über qualitative Beobachtungen in das Modell eingeführt; die funktionellen Beziehungen zwischen der Immigrationsrate von *A. bispinosus* ($i(t)$), der mittleren Biomasse von *A. bispinosus* zum Zeitpunkt ($r_2(t)$) sowie der Räuberrate von *A. aranciatus* auf *A. bispinosus* ($a_2(t)$) entsprechen keinen direkten Beobachtungen und sind aus den Daten zur Körpergrössenverteilung von *A. bispinosus* aus Studienareal und Zosterazone sowie zur Räuberrate von *A. aranciatus* auf *A. bispinosus* abgeleitet; die Sterberate der grössten Beuteklasse (s_5) entspricht einem durch Simulation angepassten Wert; schliesslich entstammt auch der eingeführte Biomassenfaktor (c_1) lediglich der Annahme, dass der Nettoenergiegewinn von *A. aranciatus* beim Erbeuten von *A. bispinosus* kleiner ist, als bei der Aufnahme übriger Beutetiere. Zuverlässig geschätzt wurden einzig sämtliche in das Modell eingeführten Räuberraten, welche die Interaktionen im System, also behindernde Konkurrenz und Ueberausbeutung, beschreiben. Trotz der

gegebenen Komplexität und den damit verbundenen Mängeln befriedigt das Modell in zwei wesentlichen Punkten. Es beschreibt das Verhalten des Systems im Jahresverlauf annähernd und hält einem Vergleich mit den Ergebnissen aus den Ausschlussversuchen stand. Der zweitgenannte Punkt unterstreicht die Wichtigkeit der Fallsifikation taktischer Modelle durch Beobachtungen am System. Im Simulationsverfahren entfallen mit dem Ausschluss von *A. aranciacus* sämtliche Faktoren der behindernden Konkurrenz und entsprechend entfallen auch alle Faktoren der Ueberausbeutung bei Ausschluss von *A. bispinosus*. Sämtliche übrigen Faktoren bleiben in beiden Fällen erhalten. Mit der qualitativen Uebereinstimmung aus Beobachtung und Simulation im Fall der Ausschlussversuche ist es damit wahrscheinlich, dass die Interaktionen - behindernde Konkurrenz und Ueberausbeutung - entscheidend auf die Regulation der Systemelemente Einfluss nehmen.

5.3. BEHINDERNDE KONKURRENZ UND UEBERAUSBEUTUNG

Nach Gill (1974) muss ausbeuterische Konkurrenz zur raschen Selektion von behindernder Konkurrenz führen. Diese Art von Konkurrenz dürfte, besonders in den oberen Rängen des Nahrungsnetzes, neben physikalischen Umweltfaktoren die Struktur einer Lebensgemeinschaft formen (Connell, 1975). Sie kann sich äussern durch ein- oder gegenseitiges "Weghassen" (z.B.: Case 1975; Abramsky, 1979) oder, in extremerer Form, durch Erbeuten des potentiellen Konkurrenten (z.B.: Larkin, 1956; Sokoloff und Lerner, 1967; Fox, 1975; Benke, 1978; Sloan, 1979). Die letztgenannte Form von behindernder Konkurrenz ist vor allem bei Räubern mit einem generalisierten Fressverhalten zu erwarten (Fox, 1975) und kann mit dem Mechanismus des "Weghassens" gekoppelt sein (Sloan, 1979). Im untersuchten System findet denn auch behindernde Konkurrenz auf beiden Ebenen statt. *A. bispinosus* ist seitens von *A. aranciacus* einem starken Räuberdruck ausgesetzt und meidet sichtlich den direkten Kontakt mit seinem Räuber. Jost (in Vorbereitung) beobachtete bei einem lokal erhöhten Nahrungsangebot eine rasche Dichtezunahme von *A. aranciacus* und eine entsprechende Dichteabnahme von *A. bispinosus*. Die Situation ist vergleichbar mit Beo-

bachtungen an anderen Lebensgemeinschaften von Seesternen: *Pisaster ochraceus* greift seinen kleineren Nahrungskonkurrenten, *Leptasterias hexactis*, mit Pedicellarien an (Menge und Menge, 1974); *Crossaster papposus* betreibt Kannibalismus und erbeutet seinen Nahrungskonkurrenten *Asterias rubens* (Sloan, 1979); der gleiche Autor beobachtete im Versuch bei *A. rubens* eine verminderte Fressaktivität bei Anwesenheit von *C. papposus*; in einer zusammenfassenden Arbeit gibt Sloan (1980) weitere vergleichbare Beispiele. Wo auch immer Räubertum auf einen potentiellen Konkurrenten beobachtet wird, dürfte dieses erheblich Einfluss auf die Regulation einer Lebensgemeinschaft nehmen, da, vorausgesetzt die Populationsdichte beider Konkurrenten liegen in der gleichen Grössenordnung, auch bei einer kleinen Räuberrate ein Räuberdruck resultieren kann, der, wie im vorliegenden Fall, durchaus mit dem Räuberdruck auf die übrigen Beutetiere vergleichbar ist. Gelegentlich scheint auch Kannibalismus bei generalistisch fressenden Räubern ein zwischenartliches Konkurrenzgefüge zu beeinflussen und kann zu einer Konkurrenzverminderung führen. Wenige Nahrungsproben aus dem Studienareal ergeben den Hinweis, dass *A. aranciatus* auch Artgenossen, allerdings in wesentlich geringerem Ausmass als *A. bispinosus*, erbeutet. Dieser Befund stimmt mit der Ansicht von Fox (1975) überein, dass mit einer erhöhten Ressourcenteilung zweier Arten die Kannibalismusrate gegenüber der Räuberrate, mit welcher der Konkurrent erbeutet wird, abnimmt.

Werden in der Simulation die Siedlungsrate $s(t)$ der kleinsten Beuteklasse sowie die Räuberraten $a_2(t)$ und a_3 bis a_5 in der Kombination variiert, so nimmt die Population von *A. aranciatus* bei einer erhöhten Siedlungsrate mehr oder weniger unabhängig von den variierenden Räuberraten zu (Abb. 14e). Eine Dichtezunahme von *A. bispinosus* ist jedoch nur dann sichtbar, wenn $a_2(t)$ und damit der Räuberdruck seitens *A. aranciatus* klein gehalten wird (Abb 14f). Damit können Systeme, in denen die beiden Seesternarten koexistieren und das Nahrungsangebot hoch ist, einen der nachfolgend genannten Zustände anstreben.

1. Die Populationsdichten von *A. aranciatus* und *A. bispinosus* sind beide, relativ zum Nahrungsangebot, hoch. In diesem Fall dürfte behindernde Konkurrenz von *A. aranciatus* auf *A. bispinosus* nicht auftreten.

2. Die Populationsdichten der beiden Seesternarten sind, relativ zum Nahrungsangebot, verschieden; diejenige von *A. aranciatus* ist hoch, diejenige von *A. bispinosus* niedrig. Behindernde Konkurrenz von *A. aranciatus* auf *A. bispinosus* müsste in diesem Fall beobachtet werden.

Darauf, dass der zweite Zustand angestrebt wird, deutet eine Arbeit von Massé (1970) hin. In seinem Untersuchungsgebiet im nordwestlichen Mittelmeer koexistieren *A. aranciatus* und *A. bispinosus* möglicherweise in einem ähnlichen Beziehungsgefüge, wie es in der vorliegenden Arbeit beschrieben wurde. Trotz eines Nahrungsangebots, das mit 400 bis 600 Mollusken pro Quadratmeter wesentlich höher lag, war die Dichte von *A. bispinosus* ungefähr gleich wie in meinem Untersuchungsgebiet. Für *A. aranciatus* gibt Massé keine Dichteschätzungen an. Es ist damit möglich, dass *A. bispinosus* trotz eines hohen Nahrungsangebots in der Koexistenz mit *A. aranciatus* ein bestimmtes Dichtemaximum nicht überschreiten kann.

Stellt ausbeuterische Konkurrenz tatsächlich einen wirksamen Selektionsdruck dar, so ist auch denkbar, dass die im zwischenartlichen Verhaltensgefüge unterlegene Art zur Uebersausbeutung der Ressourcen hin selektioniert wird. Diese Art von Konkurrenz wurde bisher in der Literatur nur selten beschrieben (z.B.: bei Diamond, 1975; Creese und Underwood, 1982). Diamond (1975) fand, entgegen den Erwartungen, die sich aus der Theorie der "density compensation" ergeben (MacArthur et al. 1972), eine überhöhte Gesamtdichte für Vogelgesellschaften auf Inseln im Raum um Neu Guinea. Den Grund für diese übergrosse Dichte (excess density compensation; MacArthur et al. 1972) vermutet der Autor in der fehlenden Uebersausbeutung der Ressourcen durch eine bestimmte, auf den betreffenden Inseln abwesende Vogelart. Im Falle des in meiner Arbeit untersuchten Systems ermöglicht zwar das überausbeuterische Verhalten von *A. bispinosus* die Koexistenz mit *A. aranciatus*, vermindert jedoch das gesamte Nahrungsangebot im Studienareal. Die Intensität dieser Konkurrenzbeziehung variierte allerdings im Jahresverlauf: kurz nach dem Siedeln der Beutetiere dürfte die Konkurrenz am stärksten, und kurz davor am schwächsten sein.

Case et al. (1979) diskutierten behindernde Konkurrenz und Ueberausbeutung anhand von Modellen und formulierten Erwartungen für Ausschlussversuche mit konkurrierenden Arten. Ich nenne sie "Ueberausbeutungshypothese und Hypothese über behindernde Konkurrenz". Bei der ersten steigt das Nahrungsangebot bei Abwesenheit des überausbeuterischen Elementes (*A. bispinosus* im vorliegenden Fall); bei der zweiten verringert sich das Nahrungsangebot durch das Fehlen des behindernden Elementes (im vorliegenden Fall *A. aranciatus*). In beiden Fällen nimmt jedoch die Gesamtzahl der verbleibenden Konsumenten zu. Die erhöhte Anzahl aufgenommener Beuteindividuen durch *A. aranciatus* sowie die erhöhte gesamte Seesternbiomasse am Ende des Ausschlussversuches stimmen überein mit der Ueberausbeutungshypothese. Die Hypothese der behindernden Konkurrenz kann mit meinen Befunden nicht gestützt werden. Bei Ausschluss von *A. aranciatus* nimmt einerseits die Anzahl der von *A. bispinosus* gefressenen Beutetiere im Vergleich zur Kontrolle nicht zu und andererseits sinkt die Dichte der Art im Versuchsfeld, nach einer anfänglich raschen Zunahme, auf ein Niveau ähnlich dem in den Kontrollfeldern. Möglicherweise fügt sich *A. bispinosus* bei Abwesenheit von *A. aranciatus* durch innerartliche Konkurrenz über den Mechanismus der Ueberausbeutung einen beträchtlichen Schaden zu. Für ein Beziehungsgefüge wie es vorliegt, ist damit anzunehmen, dass bei Abwesenheit des behindernden Konkurrenten die gesamte Konsumentenpopulation abnimmt, da in einem solchen Fall ungehindert Ueberausbeutung stattfinden kann. Ein Vergleich der beiden Populationen von *A. bispinosus* aus dem Studienareal und aus der Nordzone stützt diese Annahme. Mit der Präsenz von *A. aranciatus* im Studienareal ist *A. bispinosus* bei geringer Dichte, jedoch mit grosser individueller Körpergrösse, fertil. Umgekehrt zeigt *A. bispinosus* in der Nordzone bei Abwesenheit von *A. aranciatus* eine grosse Dichte und eine geringe Körpergrösse und Fertilität. In diesem Zusammenhang wäre es wünschenswert besser vergleichbare Gebiete zu untersuchen, als es das Studienareal und die Nordzone sind. Zumal die Nordzone anderen physikalischen Umweltbedingungen unterliegt als das Studienareal. Regelmässige Süsswassereinbrüche in die Nordzone im Winter und damit eine stärkere Eutrophierung als im Studienareal vermindert die Vergleichbarkeit der beiden Gebiete.

Verschiedentlich wurde die Körpergrösse als Refugium der Beute gegenüber einem Räuber nachgewiesen (z.B.: Dayton et al., 1974; Paine, 1976) und Murdoch und Oaten (1975) bezeichneten dieses, zusammen mit örtlichen Refugien, als wichtige stabilisierende Voraussetzung für Räuber-Beute-Systeme. Auch Ribí (1978) unterstreicht die Bedeutung der Körpergrösse als Refugium für *A. bispinosus*. Was er mit Gehegeversuchen zeigen konnte, bestätigte sich in der vorliegenden Arbeit mit direkten Beobachtungen unter natürlichen Bedingungen: im Erbeuten kleiner *A. bispinosus* scheint *A. aranciatus* erfolgreicher als im Erbeuten grosser *A. bispinosus*. Mit dem Befund, dass subadulte *A. bispinosus* vermehrt kleine Beutetiere fressen (Schärer, unveröffentlicht), wird die innerartliche Konkurrenz bei *A. bispinosus* durch verminderte Ueberausbeutung kleiner. Eine zusätzliche Verringerung der innerartlichen Konkurrenz bei *A. bispinosus* wird erreicht, indem *A. aranciatus* gelegentlich auch grosse *A. bispinosus* erbeutet und dadurch die gesamte Population von *A. bispinosus* im Studienareal kontrolliert. Damit ist erklärbar, weshalb möglicherweise *A. bispinosus* am Untersuchungsort nur in Koexistenz mit *A. aranciatus* fertil ist. Trifft dies zu und liegen die Verhältnisse so wie im Studienareal, wo frisch gesiedelte Seesterne nicht aufwachsen können, müssten immer auch örtliche Refugien, wie sie die Zosterazone und die Nordzone darstellen, vorliegen, damit eine Immigration von *A. bispinosus* in das Koexistenzgebiet mit *A. aranciatus* gesichert ist. Ähnliche Verhältnisse beschrieb auch Massé (1966, 1970). Er fand bei Anwesenheit von *A. aranciatus* nur grosse *A. bispinosus* vor, während kleine Exemplare ein örtlich getrenntes Vorkommen hatten. Dayton et al. (1977) und Paine (1974) beschrieben entsprechende Situationen. Zusammenfassend kann angenommen werden, dass die beiden Interaktionsmechanismen Ueberausbeutung und behindernde Konkurrenz dazu führen, dass sich *A. bispinosus* einerseits nur im Zusammensein mit *A. aranciatus* fortpflanzen kann und andererseits auf das Vorhandensein an das Koexistenzgebiet angrenzender Refugien angewiesen ist.

ZUSAMMENFASSUNG

Zusammen mit ihren Beutetieren bilden zwei Seesternarten, *Astropecten aranciatus* und *Astropecten bispinosus*, an der Costa Colostrei, im südlichen Sardinien, eine Lebensgemeinschaft. Die beiden Seesternarten konkurrieren um Nahrung, ausserdem erbeutet *A. aranciatus* auch *A. bispinosus*. Zwischen 1975 und 1979 veränderte sich bei beiden Seesternarten die Bestandesdichte wenig.

In der vorliegenden Arbeit untersuchte ich die stabilisierende Funktion von Räubertum und Konkurrenz.

Es wurde in drei Schritten vorgegangen. Zunächst bestimmte ich zu verschiedenen Jahreszeiten die Bestandesdichten und Körpergrössenverteilungen für alle Systemelemente (*A. aranciatus*, *A. bispinosus* und Beutetiere) sowie die Raten, mit welchen beide Seesternarten Beutetiere fressen, beziehungsweise die Rate mit welcher *A. aranciatus* seinen Konkurrenten *A. bispinosus* erbeutet. In einem zweiten Schritt sollten Ausschlussversuche zeigen, dass die vermuteten Interaktionen tatsächlich als dichteregulierende Faktoren wirken. Schliesslich beschrieb ich mit einem mathematischen Modell das System. Im Fall der Ausschlussversuche machte ein Vergleich von Simulation und Beobachtung das Modell prüfbar.

Das untersuchte System unterliegt periodischen Schwankungen. Im Jahresverlauf variierten die Körpergrössenverteilungen von *A. aranciatus* wenig, diejenigen von *A. bispinosus* beträchtlich. Im Oktober wurden vorwiegend grosse Individuen von *A. bispinosus* gefunden, im März vorwiegend kleine, was sich auf ein periodisches Immigrieren subadulter *A. bispinosus* aus benachbarten Gebieten zurückführen lässt. Durch ein jährliches Siedeln der Beutetiere im Frühjahr variieren auch die Körpergrössen der Beutetiere; diese sind im Sommer durchschnittlich kleiner als im Winter.

Nach Arten ist die Nahrungszusammensetzung für beide Seesternarten ähnlich. *A. bispinosus* erbeutet kleine und mittelgrosse, *A. aranciatus* mittelgrosse und grosse Beutetiere. Indem *A. bispinosus* kleine, für seinen Konkurrenten nicht fassbare Tiere mit grosser Effizienz frisst, verursacht die Art "Ueberausbeutung der Ressourcen". Der Räuberdruck von *A. aranciatus* auf *A. bispinosus* ist hoch und vergleichbar mit dem Räuberdruck, mit dem beide Seesternarten zusammen auf die gesamte Beutepopulation wirken. *A. aranciatus* erbeutet mehr subadulte als adulte *A. bispinosus*, und beeinflusst damit die Altersverteilung von *A. bispinosus*.

Im Ausschlussversuch nahm die Bestandesdichte von *A. aranciatus* bei Abwesenheit von *A. bispinosus* im Verlauf des Versuchs zu und erreichte im letzten Versuchsdrittel ein Maximum. Die mittlere Anzahl der von *A. aranciatus* gefressener Beutetiere ist im Versuchsfeld grösser als im Kontrollfeld. Anders reagierte *A. bispinosus* bei Ausschluss von *A. aranciatus*: nach Versuchbeginn nahm die Dichte von *A. bispinosus* rasch zu und sank danach auf ein ähnliches Niveau wie in den Kontrollfeldern. Die Nahrungsproben bei *A. bispinosus* aus Versuchs- und Kontrollfeld waren zu keinem Zeitpunkt verschieden. Die Ergebnisse aus den Ausschlussversuchen bestätigen die Beobachtungen im Jahresverlauf. Einerseits kontrolliert *A. aranciatus* durch behindernde Konkurrenz, in extremster Form durch Räubertum, die Population von *A. bispinosus*, andererseits wirkt sich *A. bispinosus* durch Ueberausbeutung der Ressourcen auf *A. aranciatus* schädlich aus.

Im Studienareal lag die durchschnittliche Körpergrösse von *A. bispinosus* höher als in angrenzenden Gebieten, wo *A. bispinosus* allein vorkommt. Vergleichende Messungen der Gonadengewichte ergaben, dass *A. bispinosus* nur im Studienareal fertil ist. Möglicherweise schadet sich die Art bei Abwesenheit von *A. bispinosus* erheblich durch innerartliche Konkurrenz, so dass daraus ein vermindertes Körperwachstum und eine herabgesetzte Fertilität resultiert.

Das Modell beschreibt ein aus fünf Elementen bestehendes System; zwei Seesternarten und drei Beutetierklassen. Mit der Aufteilung der Beutetiere in

drei Grössenklassen wurde berücksichtigt, dass *A. bispinosus* Uebersausbeutung betreibt. Behindernde Konkurrenz wurde mit einer im Jahresverlauf variierenden Räuberrate von *A. aranciacus* auf *A. bispinosus* in das Modell eingeführt. Mit weiteren Variablen die ihre Werte im Jahresverlauf ändern, führt das Modell zu periodischen Oszillationen für alle Systemelemente. Die Simulationen des Jahresverlaufes und der Ausschlussversuche stimmen in der Annäherung mit den Beobachtungen überein. Daher kann angenommen werden, dass die beiden Interaktionen - behindernde Konkurrenz und Uebersausbeutung - richtig in das Modell eingeführt wurden. Voraussagen, die das Modell zu den Populationsdichten bei veränderten Bedingungen macht, werden diskutiert.

TABELLEN UND ABBILDUNGEN

Profil	1	2	3	4	5	6	7
Ab	0.17	0.35 (8) 0.00/0.94	0.41 (4) 0.22/0.97	0.67	0.06	0.02	0.01
Uferzone							
Aa	0.00	0.06 (8) 0.00/0.03	0.04 (4) 0.00/0.33	0.67	0.06	0.02	0.01
Ab	0.94	1.21 (8) 0.25/1.54	0.86 (4) 0.33/1.78	1.20	0.38	3.92	3.22
Studienareal							
Aa	0.84	0.69 (8) 0.25/0.75	0.33 (4) 0.11/0.50	1.20	0.19	0.00	0.00
Ab	1.40	2.04 (4) 1.25/3.00	1.68 (4) 1.00/2.17	1.49	0.60		
Zosterazone							
Aa	0.50	0.58 (4) 0.00/0.75	0.38 (4) 0.17/0.83	1.13	0.40		
						Nordzone	

Tabelle 1: Zusammenstellung der geschätzten Seesterndichten in Anzahl Individuen pro 100 m² auf den Profilen 1 bis 7. Auf den Profilen 2 und 3 wurden die Daten wiederholt aufgenommen. Die Zahl in Klammer steht für die Anzahl der Replikate, die Zahlen unter dem Dichtemittel für die dabei geschätzten maximalen und minimalen Werte. Aa = *A. aranciaceus*, Ab = *A. bispinosus*.

Datum	F ₁			F ₂		K _{1,2}			S	Z
8.78	*	o	+	*	+				0	0
10.78	*	o	+	*	+					0
12.78	*	o								
3.79	*	o	+	*	+					0
5./6.79						*	o	+	0	0
6./7.79						*	o	+	0	0
8.79						*	o	+		0
10.79						*			0	

Tabelle 2: Zeitlicher Kalender der Datenerhebungen zum Jahresverlauf. In den Kolonnen F₁ bis K_{1,2} (die Symbole stehen für die Probefelder F₁, F₂, K₁ und K₂) ist mit "*" das Protokollieren der Seesterndichten und Körpergrößenverteilungen, mit "o" der gleiche Vorgang für die Beutetiere und mit "+" die Analyse der Nahrung bezeichnet. In den Kolonnen S und Z ist mit "0" die Aufnahme zusätzlicher Körpergrößenverteilungen aus dem Studienareal sowie der Zosterazone bezeichnet.

Datum	8.78		10.78		3.79	5./6.79		6./7.79		8.79	
*P _i	i=1	i=2	i=1	i=2	i=1	i=1	i=2	i=1	i=2	i=1	i=2
L											
X ₃ < 2	0.5	3.4	0.1	2.9	0.1	0.8	16.7	1.2	8.2	1.1	7.9
X ₄ < 4	2.1	2.8	0.9	1.7	0.4	2.7	5.1	4.1	6.5	2.2	7.7
< 6	2.1	1.3	1.0	1.2	0.5	1.9	1.7	6.0	3.5	1.8	1.0
< 8	0.9	0.4	1.0	0.8	0.3	0.6	0.3	1.9	0.7	1.5	0.6
< 12	1.0	0.3	1.3	0.9	0.6	0.7	0.0	0.1	1.1	3.2	0.8
X ₄ total	6.1	4.7	4.1	4.5	1.8	5.9	7.1	12.1	11.8	8.7	10.1
X ₅ < 16	0.5	0.1	0.2	0.0	0.6	0.4	0.0	0.3	0.2	0.4	0.1
< 20	0.2	0.0	0.1	0.0	0.2	0.5	0.0	0.1	0.0	0.2	0.2
< 24	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0
X ₅ total	0.8	0.1	0.4	0.0	0.8	0.9	0.0	0.4	0.2	0.8	0.3
n	128	55	78	28	44	10	9	21	18	46	27

Tabelle 3: Die durchschnittliche Anzahl Beutetiere der Klasse i , die von einem Individuum von *A. aranciacus* (*P_{1i}(T)) beziehungsweise *A. bispinosus* (*P_{2i}(T)) im Zeitintervall Δt zu verschiedenen Perioden der Datenerhebung (T) erbeutet wurden. Die maximale Körperlänge der Beutetiere (L) ist in Millimeter angegeben. X₃-X₅ bezeichnet die Beutetierklassen. Die feinen Ausgrabspuren von *A. bispinosus* konnten im März 1979 wegen starker Dünnung nicht mit ausreichender Sicherheit erkannt werden und wurden deshalb nicht protokolliert.

$*a_i(T)/*b_i(T)$	i=3	i=3	i=4	i=4	i=5	i=5
Datum						
8.78	43	317	565	429	676	88
10.78	8	310	611	663	328	0
3.79	90	----	500	----	455	----
5./6.79	46	999	610	732	910	0
6./7.79	144	1031	928	914	636	258
8.79	126	880	668	776	267	90
im Modell	a	b	a	b	a	b
verwendete	i=3	i=3	i=4	i=4	i=5	i=5
Räuberraten	75	735	679	728	558	94

Tabelle 4: Die Räuberraten $*a_i(T)$ und $*b_i$ von *A. aranciacus* beziehungsweise von *A. bispinosus* für die Beutetierklassen X_3 bis X_5 zu verschiedenen Perioden (T) der Datenerhebungen. Sie sind Grundlage für die im Modell verwendeten Räuberraten a_i und b_i . Dazu wurden die entsprechenden Räuberraten vom 8.78 und 8.79 zunächst gemittelt; der neue Wert ergab zusammen mit den Räuberraten für die übrigen Jahreszeiten die im Modell verwendeten durchschnittlichen Räuberraten.

Datum	8.78	10.	12.	3.79	5./6.	6./7.	8.
Bivalvia:							
Rudicardium tuberculatum	0.3	---	---	---	0.2	0.4	0.5
Chamelea gallina	0.2	0.5	0.1	0.1	0.3	0.4	0.1
Angulus tenuis	0.9	0.3	0.5	0.4	0.4	0.3	0.3
Dosinia lupinus	0.1	---	---	0.1	0.1	0.3	0.1
Donax venustus	0.4	0.9	0.3	0.1	0.1	0.1	0.6
Ensis ensis **	1.1	0.3	0.1	0.1	1.2	0.9	0.4
übrige Bivalvier	0.4	0.2	0.2	---	0.5	0.4	0.8
Gastropoda **:							
	0.3	2.0	0.1	0.1	---	---	0.2
Echinoidea:							
Echinocardium sp.	0.5	0.23	0.1	---	1.5	0.7	0.6

Tabelle 5: Durchschnittliche Anzahl gefundener Beutetiere je 1/8 m² zu verschiedenen Jahreszeiten. Pro Feld wurden jeweils 12 Proben à 1/8 m² entnommen. Mit ** sind die im Modell nicht berücksichtigten Arten gekennzeichnet.

6a

X_i	8.78	10.78	12.78	3.79	5./6.79	6./7.79	8.79
X_3	1.4 1.2/0.3	1.2 1.4/0.4	0.3 0.4/0.1	0.2 0.4/0.1	2.1 2.3/0.4	1.0 1.1/0.2	1.1 1.1/0.2
X_4	1.4 1.8/0.5	0.8 0.9/0.2	0.8 1.0/0.2	0.5 0.6/0.1	1.2 1.3/0.2	1.6 1.2/0.2	1.6 1.5/0.3
X_5	0.1 0.4/0.1	0.2 0.4/0.1	0.2 0.4/0.1	0.2 0.5/0.1	0.1 0.3/0.1	0.1 0.3/0.1	0.3 0.5/0.1

6b

X_3	1088	920	208	136	1672	800	896
X_4	1088	680	672	368	976	1296	1296
X_5	112	120	168	200	96	94	264

Tabelle 6 a: Durchschnittliche Anzahl gefundener Beutetiere je $1/8 \text{ m}^2$ zu verschiedenen Jahreszeiten und nach Grössenklassen X_3 bis X_5 zusammengefasst (ohne *Ensis ensis* und Gastropoden), darunter Streuung und Standardfehler des Mittelwertes (s / s_x). 6b: Die Bestandesdichte der Beutetiere von $1/8$ auf 100 m^2 , hochgerechnet.

Datum	X_1	X_2	N	n	$*a_2$	$*i_2$	$*r_2$ (mg)
8.78	0.4	1.1	128	5	0.045	0.021	2180
10.78	1.00	1.66	78	0	0	0	2520
3.79	1.12	0.81	44	4	0.146	0.132	1170
5./6.79	0.35	0.85	12	1	0.128	0.38	1845
6./7.79	0.34	1.31	67	3	0.044	0.02	1845
8.79	0.39	1.40	235	7	0.028	0.015	1980
10.79	0.60	1.15	24	0	0	0	2020

Tabelle 7: Die Räuberrate $*a_2(T)$ von *A. aranciacus* auf *A. bispinosus*, die Immigrationsrate $*i_2(T)$ von *A. bispinosus* sowie die mittlere Biomasse $*r_2(T)$ (in mg) von *A. bispinosus*; alle Werte zu verschiedenen Perioden (T) der Datenerhebungen. Mit X_1 und X_2 sind die Bestandesdichten von *A. aranciacus* und *A. bispinosus* gegeben. N gibt die Anzahl untersuchter Frassspuren von *A. aranciacus*, wobei darin n mal Skelettreste von *A. bispinosus* aufgefunden wurden.

Datum	8.78	10.78	3.79	5./6.79	6./7.79	8.79	10.79
ROA ₂	1.84	0.00	16.35	4.48	1.50	1.09	0.00
ROA ₃	0.02	0.01	0.10	0.02	0.05	0.05	----
ROA ₄	0.23	0.61	0.56	0.21	0.32	0.26	----
ROA ₅	0.28	0.33	0.51	0.32	0.22	0.10	----
ROB ₃	0.36	0.35	----	0.85	1.35	1.23	----
ROB ₄	0.48	0.74	----	0.62	1.20	1.10	----
ROB ₅	0.10	0.00	----	0.00	0.34	0.13	----

Tabelle 8: Schätzungen des Räuberdruckes RO, berechnet durch Multiplizieren der Räuberrate mit der Bestandesdichte des Räubers. ROA_i ist der Räuberdruck von A. aranciacus auf X₂ bis X₅; ROB_i ist der Räuberdruck von A. bispinosus auf X₃ bis X₅.

Zeitabschnitt	A.aranciacus		A.bispinosus	
	V ₁	K	V ₂	K
Für A.aranciacus	0.67	0.31	1.19	1.06
21.5. - 6.7.	0.56	0.25	0.62	0.75
	0.38	----	1.06	----
Für A.bispinosus	0.56	0.44	2.50	1.44
24.5. - 8.7.	0.31	----	1.94	----
	0.31	0.31	2.30	1.12
	α (0.01)			
Für A. aranciacus	0.75	0.44	1.56	1.69
7.7. - 22.8.	0.69	----	1.81	----
	0.31	0.31	2.00	1.19
Für A. bispinosus	0.62	0.30	2.19	1.50
9.7. - 22.8.	1.12	0.44	1.25	1.31
	0.75	0.50	2.00	1.62
	α (0.01)		α (0.05)	
Für A. aranciacus	1.38	0.38	1.56	1.31
und	----	0.50	0.75	1.19
A. bispinosus	0.75	0.75	1.44	1.12
23.8. - 22.10	1.38	0.75	0.38	1.38
	α (0.01)			

Tabelle 9: Dichten der Seesterne (X_1 und X_2) im Ausschlussversuch. α gibt die Irrtumswahrscheinlichkeit für die Annahme, die Dichten von A. aranciacus oder A. bispinosus auf den entsprechenden Versuchsfeldern (V₁ bzw. V₂) seien signifikant grösser als auf den Kontrollfeldern (K). Die Standardfehler zu den Dichteangaben beider Seesternarten sind aus der Abbildung 11 a und b ersichtlich.

Zeitabschnitt	Grösse	A.aranciacus		A.bispinosus	
		V ₁	K	V ₂	K
Mai/Juni	$\bar{x}$	5.9	4.5	6.0	14,0
	n	14	10	2	9
	$s_{\bar{x}}$	1.0	1.2	----	1.9
Juni/Juli	$\bar{x}$	<u>18.2</u>	<u>7.9</u>	11.5	11.9
	n	16	21	13	18
	$s_{\bar{x}}$	1.8	1.0	2.3	0.9
August	$\bar{x}$	<u>13.4</u>	<u>6.2</u>	14.7	10.7
	n	24	46	12	27
	$s_{\bar{x}}$	1.4	0.5	1.7	1.2

Tabelle 10: Die Ergebnisse zu den Nahrungsproben aus den Ausschlussversuchen; $\bar{x}$ bezeichnet die mittlere Anzahl der von einem Seesternindividuum aufgenommenen Beutetiere während einer Aktivitätsperiode aus den entsprechenden Feldern. s steht für die Standardabweichung, $s_{\bar{x}}$ für den Standardfehler des Mittelwertes und n für den Probenumfang. Signifikante Unterschiede ($\alpha = 0,01$) der Nahrungsproben aus Versuchs- und Kontrollfeld sind unterstrichen.

	V ₁	K	V ₂
BA	11.9 g	6.4 g	4.6 g
BB	0.8 g	2.0 g	2.0 g
BA + BB	12.7 g	8.4 g	6.6 g

Tabelle 11: Biomassen von *A. aranciacus* BA und *A. bispinosus* BB (in g/100 m²), wie sie in der letzten Phase der Ausschlussversuche auf den verschiedenen Feldern bestimmt wurden.

Abbildung 1: Links ein System aus einer Räuberart und zwei Beutearten, wie es schon verschiedentlich in der Natur und im Modell untersucht wurde. Rechts eine "Räuber- Konkurrenzbeziehung", wie sie der vorliegenden Arbeit zugrundeliegt. 1, 2 und 3 bezeichnen die trophischen Stufen, P die Beute, A und B zwei Konkurrenten, R den gemeinsamen Räuber von A und B und schliesslich AR den "Räuberkonkurrenten".

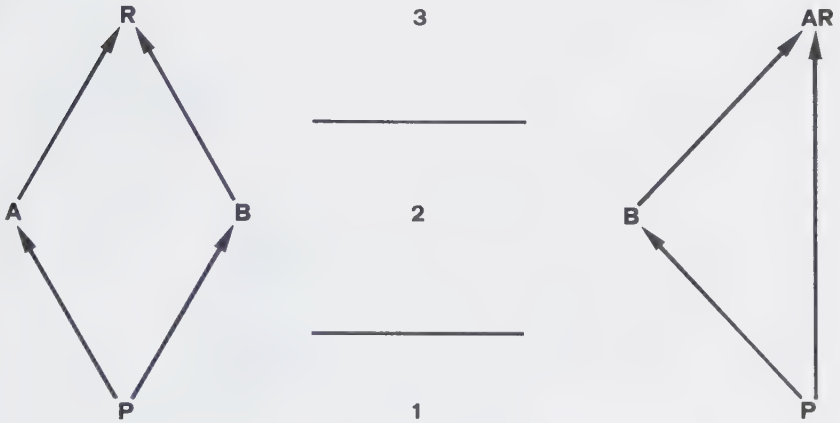


Abbildung 2: Das Untersuchungsgebiet an der Costa Colostrai. Die natürlichen Grenzen, "Zostera" (ein Seegras), "Düne" und "Felsband" unterteilen das gesamte Gebiet in vier Zonen. Mit S ist das Studienareal, mit U die Uferzone, mit Z die Zosterazone und mit N die Nordzone bezeichnet. P_1 bis P_7 geben die Lage der Profile an, an denen Seesterne gesammelt wurden. Am Ufer beträgt der Abstand von einem Profil zum nächsten 500 Meter. Mit F und K sind die Positionen der Beobachtungsfelder, mit V die der Versuchsfelder bezeichnet.

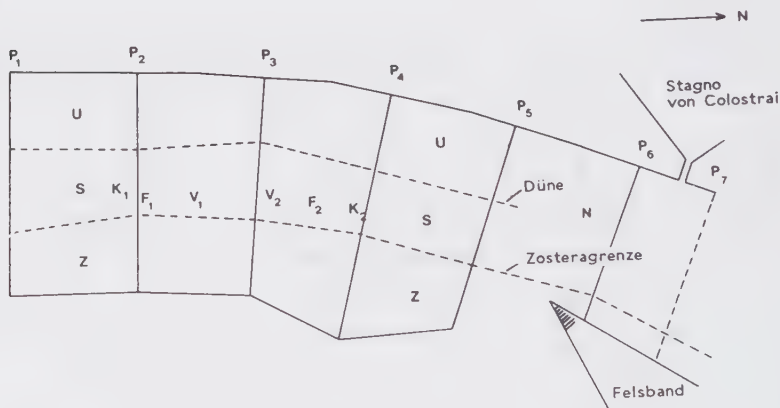


Abbildung 3: Die Häufigkeitsverteilungen der Körpergrößen von *A. aranciacus* (fett) und von *A. bispinosus* (schraffiert) aus den vier Zonen "Ufer", "Zostera", "Nord" und "Studienareal". Abszisse: Körpergröße (R) in mm; Ordinate: Häufigkeit in Prozenten.

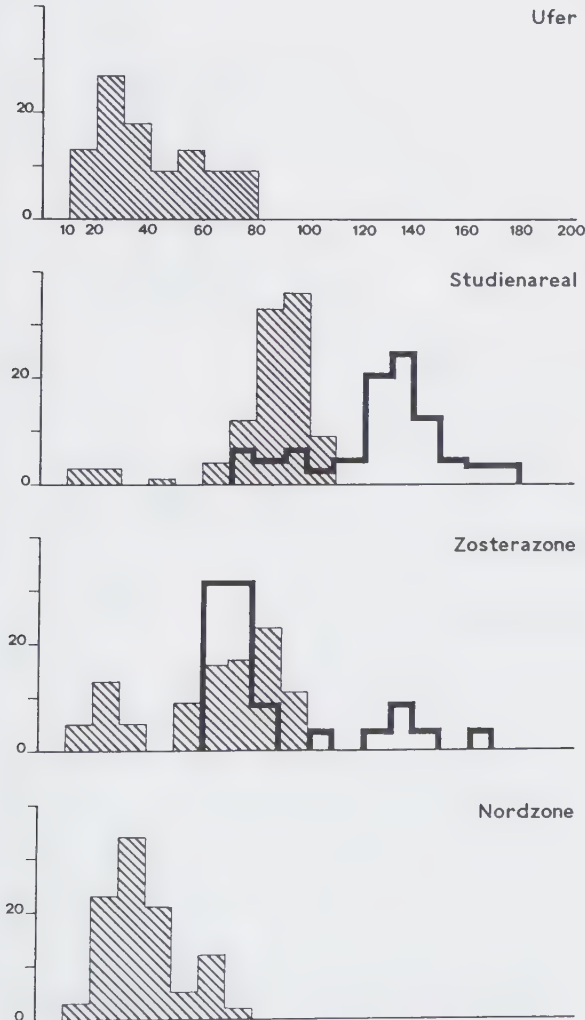


Abbildung 4: Die drei Feldtypen; A: Felder F_1 und F_2 ; B: Felder K_1 und K_2 ; C: Felder V_1 und V_2 , darin fett eingezeichnet der zu den Feldern K_1 und K_2 äquivalente Ausschnitt.

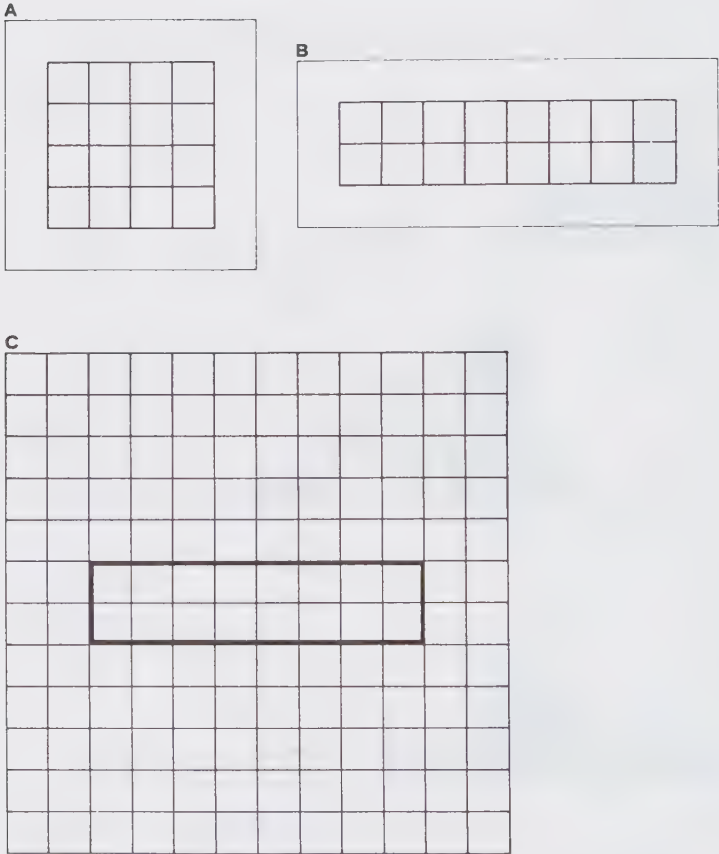


Abbildung 5: Das System, wie es ins mathematische Modell eingeführt wurde. Die Symbole sind im Text definiert.

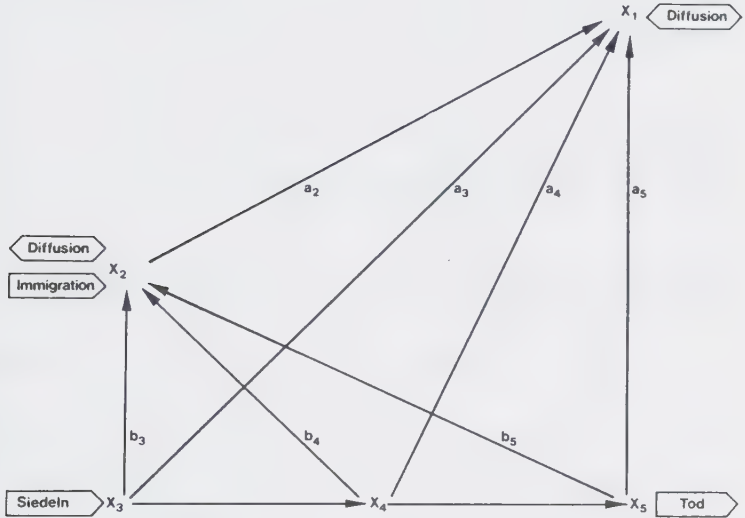


Abbildung 6: Die prozentualen Körpergrößenverteilungen von *A. bispinosus* zu verschiedenen Jahreszeiten; mit durchgezogener Linie diejenigen aus dem Studienareal, unterbrochen diejenigen aus der Zosterazone. R symbolisiert die längste an einem Individuum gemessene Armlänge (in Centimeter). Punkte geben die Körpergröße von Individuen an, die von *A. aranciacus* gefressen wurden. n_s bezeichnet den Probenumfang aus dem Studienareal; n_z den aus der Zosterazone.

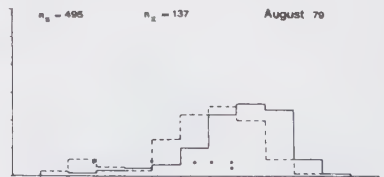
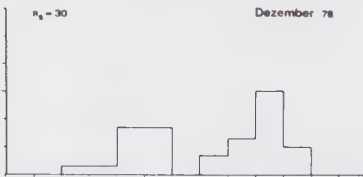
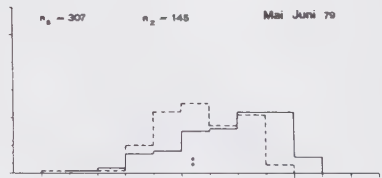
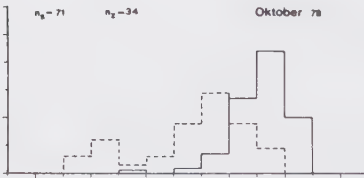
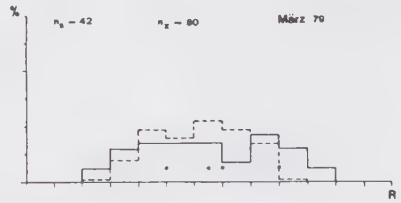
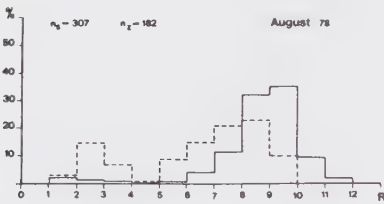


Abbildung 7: Die prozentualen und nach Dichten gewichteten Körpergrößenverteilungen der Beutegruppen "Bivalvier und Echinodermen", "Ensis ensis" sowie der "Gastropoden" im Jahresverlauf. Die Körpergröße ist in Millimeter angegeben. n gibt die Anzahl ausgemessener Individuen während einer Periode der Datenerhebung (T). Die Zahl in Klammern ist die mittlere Anzahl aufgefundener Individuen je Probe.

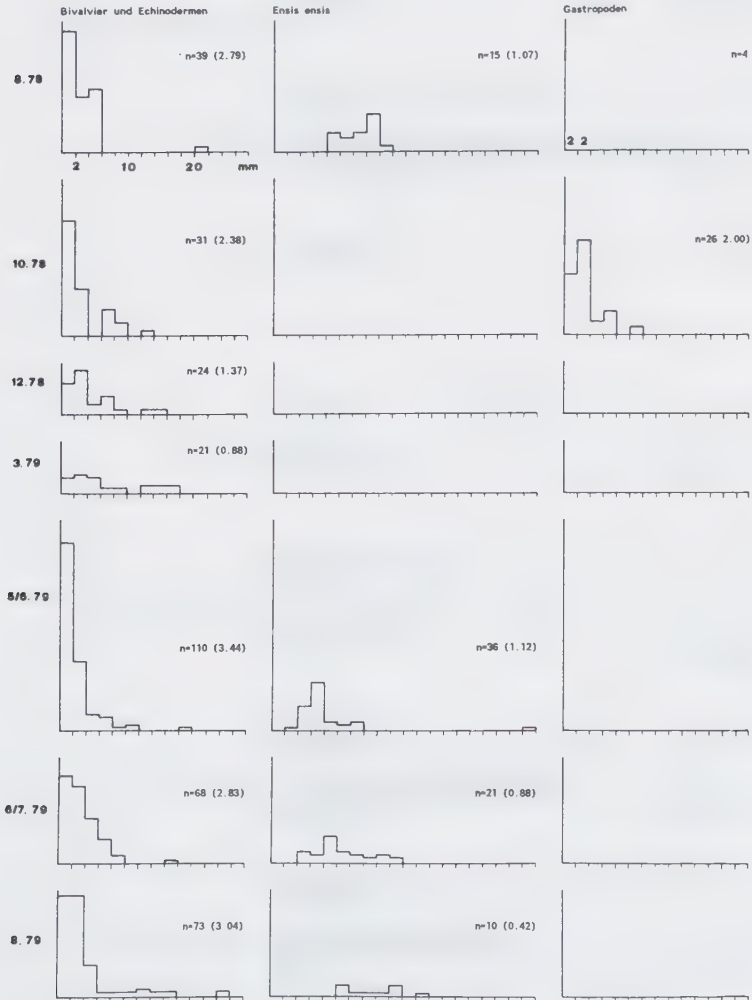


Abbildung 8: Die prozentualen Häufigkeiten von Echinocardien (schwarz), Gastropoden (schraffiert) und Bivalvier (weiss) im Substrat und in der Nahrungszusammensetzung beider Seesternarten im Jahresverlauf.

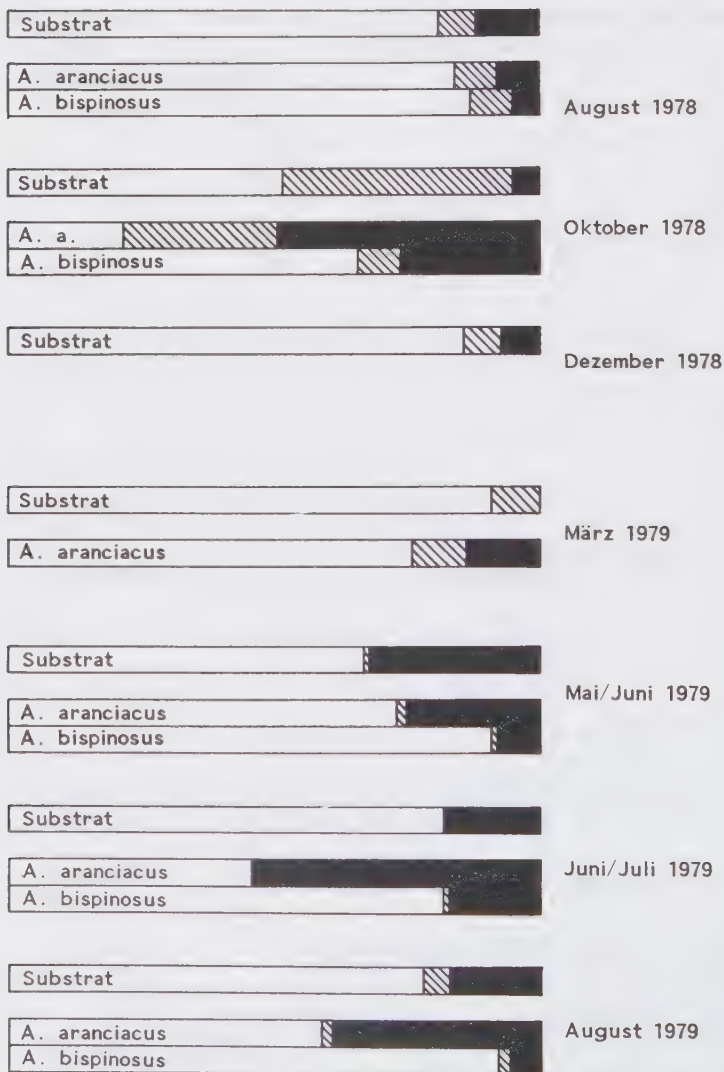


Abbildung 9: Regressionsgeraden zwischen der gemessenen Räuberrate $*a_2(T)$ von *A. aranciacus* und *A. bispinosus* und der mittleren Biomasse von *A. bispinosus* ($*r_2(T)$).

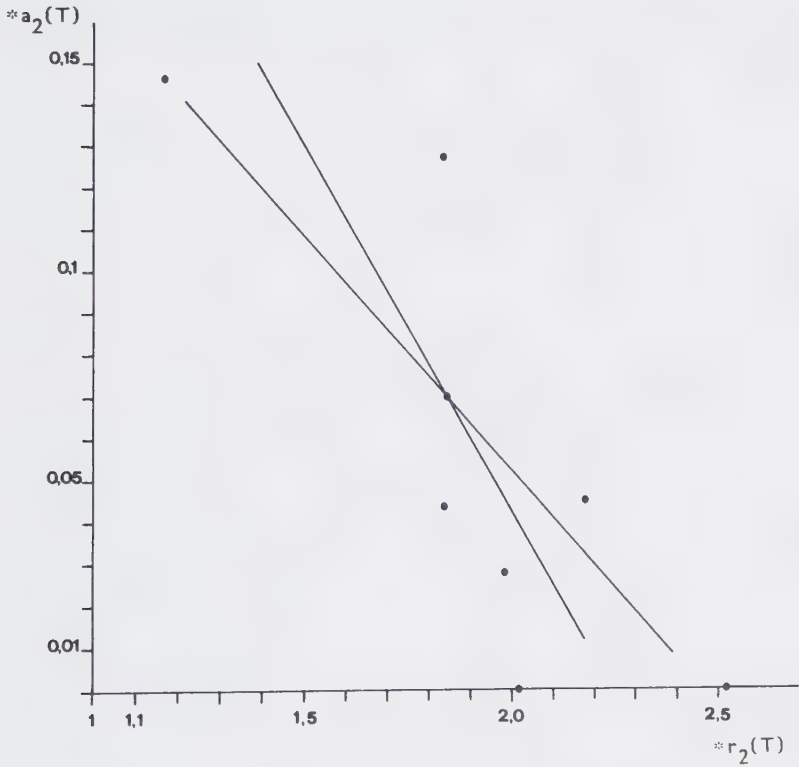


Abbildung 10: Schätzungen der mittleren Gonadengewichte ($\bar{G}_0$) aus dem Studienareal und aus der Nordzone zu verschiedenen Jahreszeiten. Mit dem Symbol "o" sind die Schätzungen aus dem Studienareal, mit "●" die aus der Nordzone bezeichnet. Die vertikalen Linien kennzeichnen den Standardfehler des jeweiligen Mittelwertes. Aus der Nordzone wurden im Juli lediglich zwei Proben genommen; auf eine Schätzung des Standardfehlers wurde deshalb verzichtet.

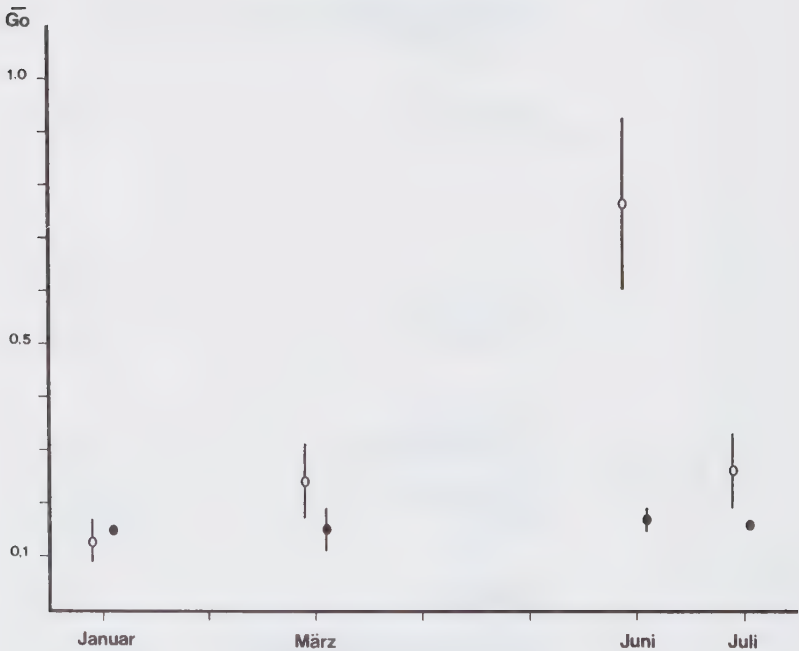


Abbildung 11: Biomassenumsatz im System; die Pfeilbreite zeigt massstäblich den Anteil am Gesamtumsatz. Dimension: Gramm/100 m². Aa steht für A. aranciacus, Ab für A. bispinosus und B für die Beutetiere.

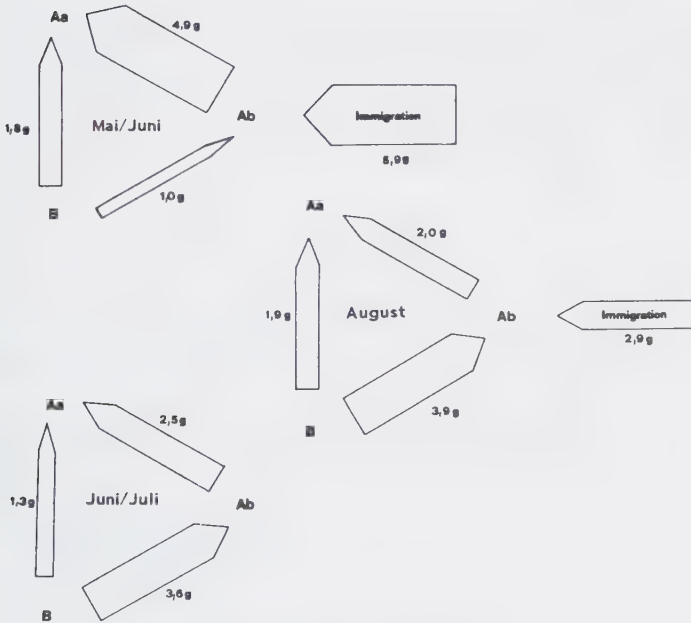
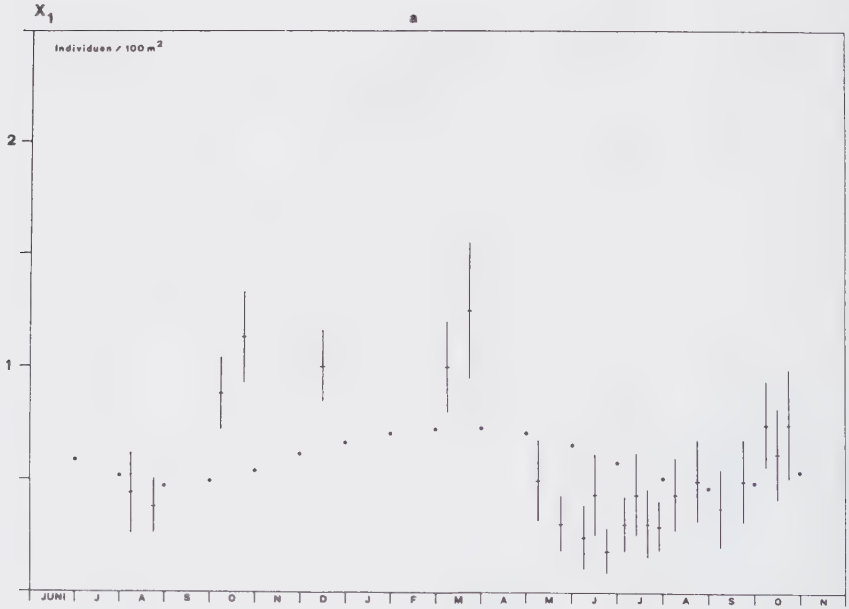
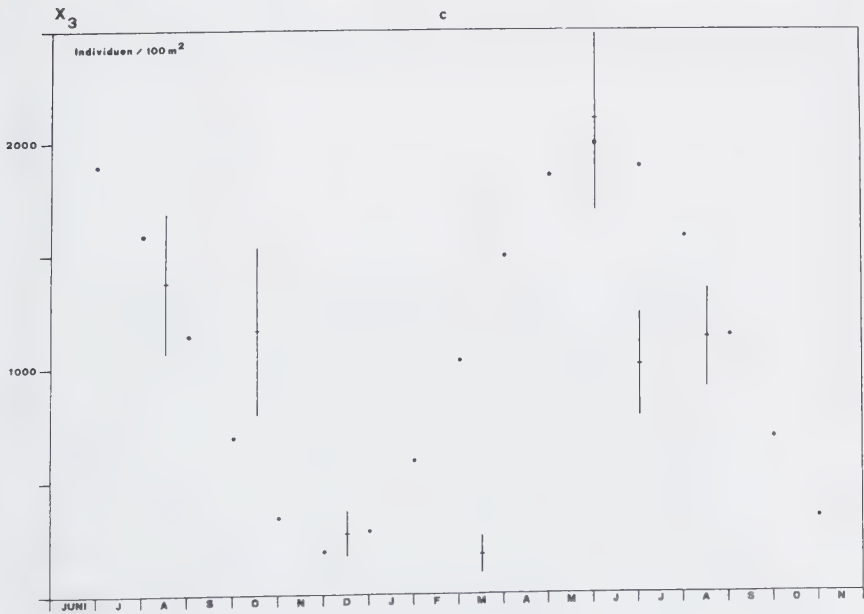
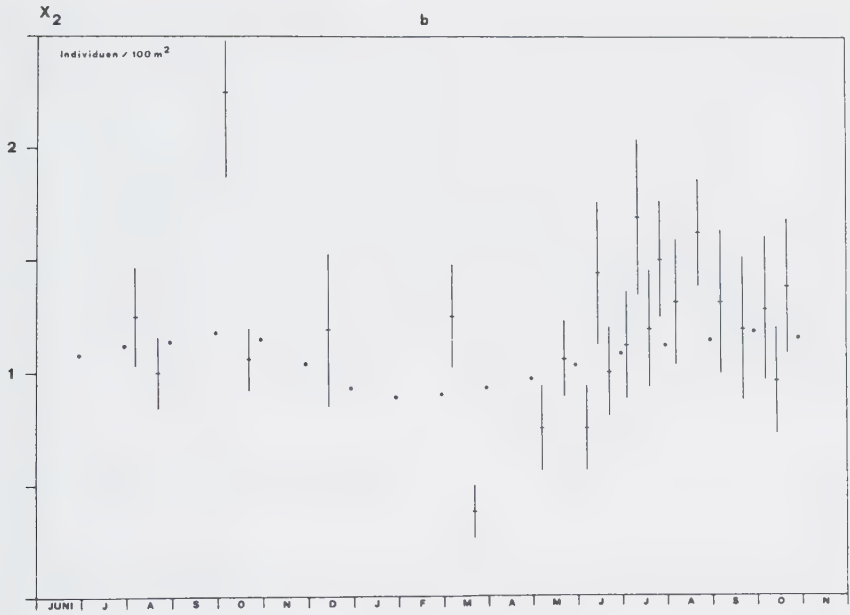


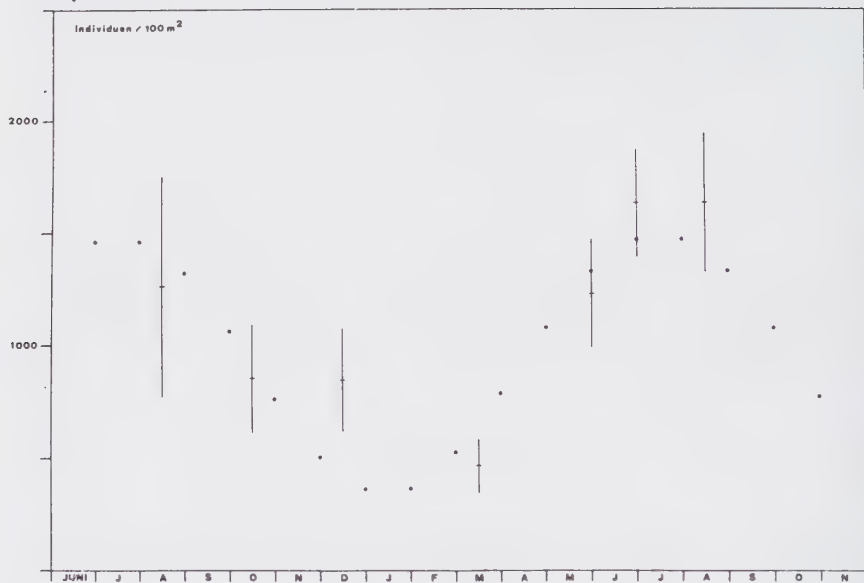
Abbildung 12 a-e : Schätzungen aus dem Feld und Simulationen zu den Bestandesdichten aller Systemelemente im Jahresverlauf. Die vertikale Linie kennzeichnet den Standardfehler des Mittelwertes der jeweiligen Dichteschätzung aus dem Feld.





X₄

d



X₅

e

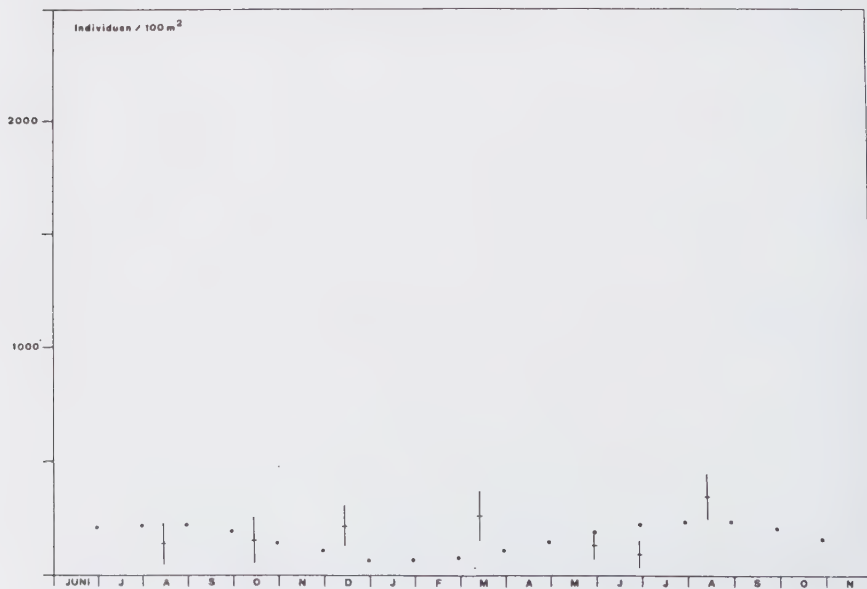
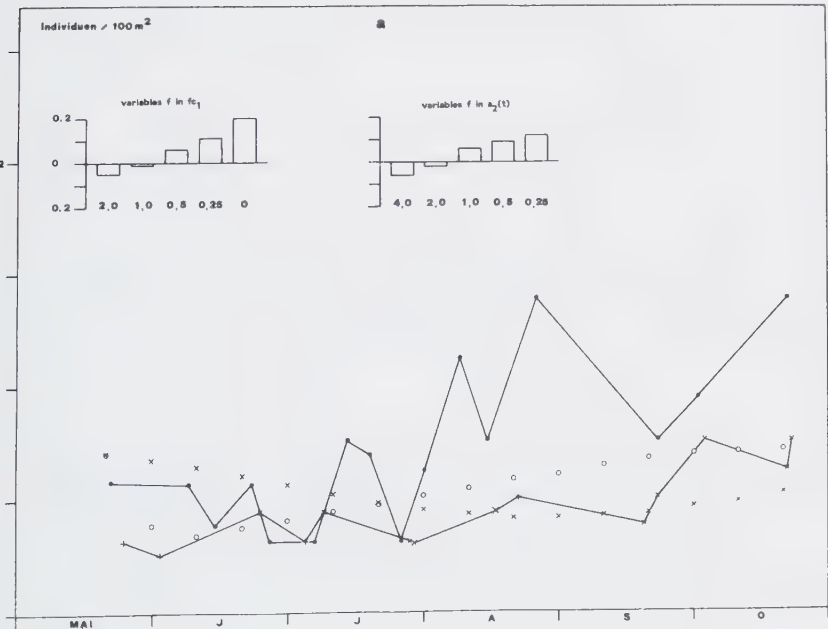


Abbildung 13 a und b: Beobachtungen und Simulationen im Ausschlussexperiment. In 13 a sind die Ergebnisse zum Verhalten der Bestandesdichte von *A. aranciacus* als Reaktion auf das Fehlen von *A. bispinosus* zusammengestellt. Mit "x" sind die Simulationen in der Kontrolle, mit "o" die Simulationen im Versuchsfeld, mit "+" die Feldbeobachtungen in der Kontrolle und mit "●" die Feldbeobachtungen im Versuchsfeld gekennzeichnet. Die eingesetzten Blockdiagramme zeigen die Differenzen der Bestandesdichten (Versuchsfeld - Kontrollfeld) über die gesamte Versuchsdauer für ein durch den Faktor f variiertes c_1 ($0,0 < f < 2,0$) und $a_2(t)$ ($0,25 < f < 4,0$). In 13b sind die Ergebnisse für *A. bispinosus* unter Ausschluss von *A. aranciacus* zusammengestellt. Die Symbolik entspricht derjenigen von 13a.



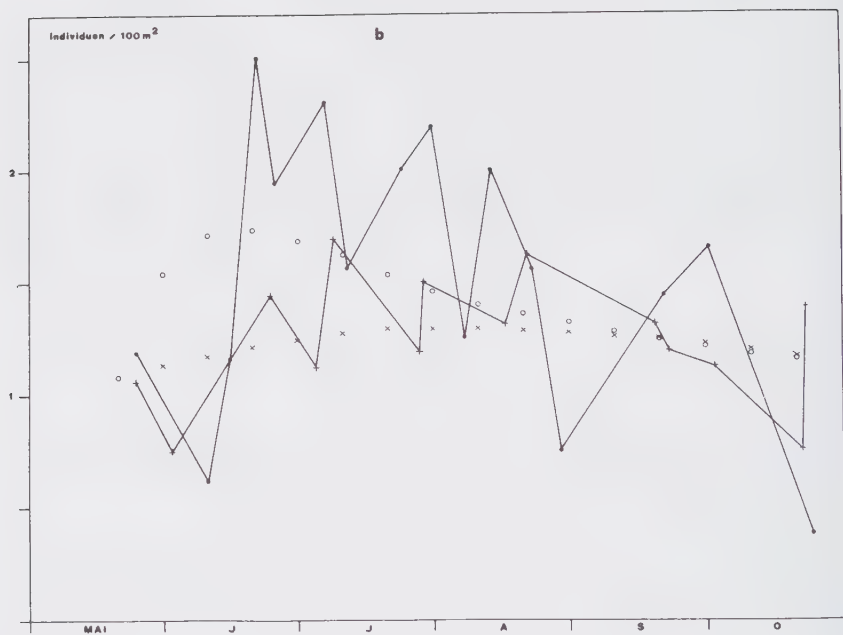
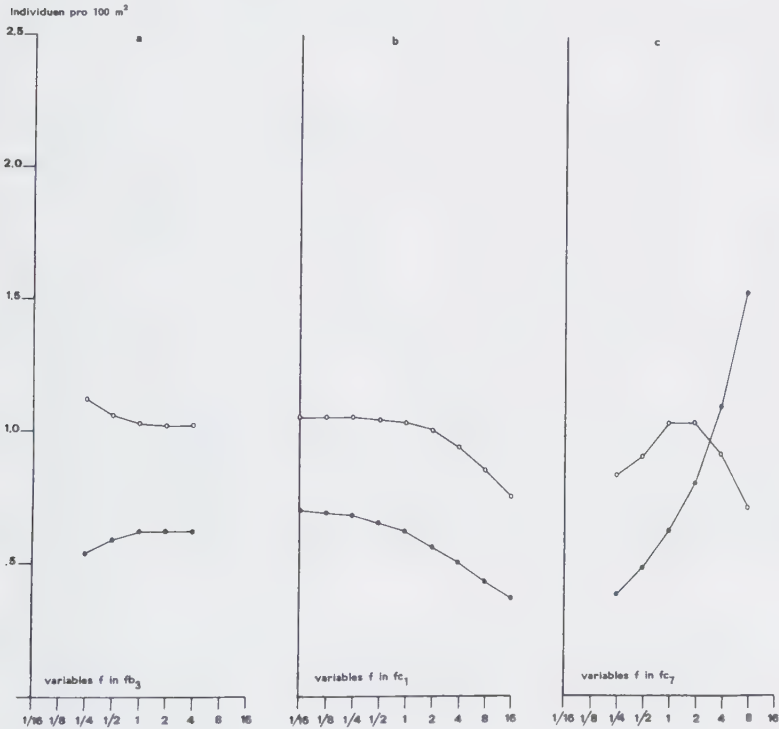
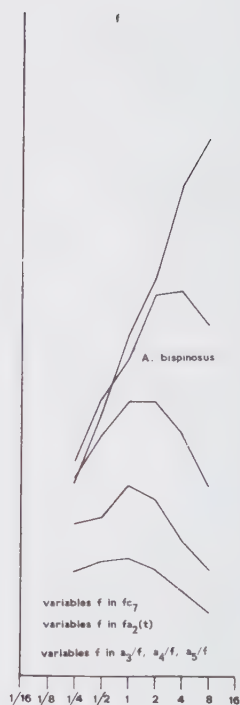
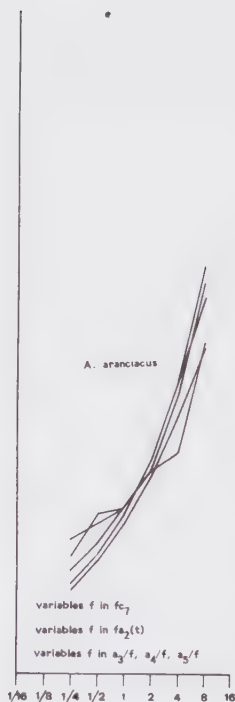
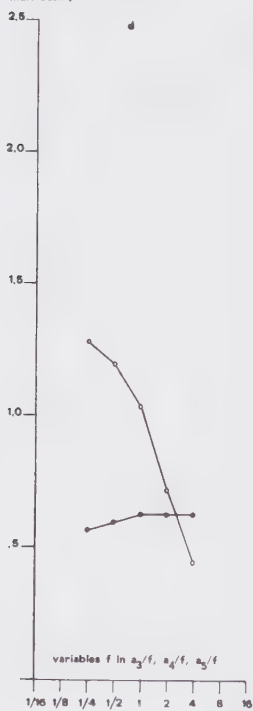


Abbildung 14 a-f: Simulationen der Bestandesdichten von *A. aranciatus* und *A. bispinosus* mit variierenden Parametern. Die ursprünglichen Werte wurden mit einem Faktor f entlang einer geometrischen Reihe ($1/16 - 16$) variiert. Mit dem Symbol "●" ist der Jahresmittelwert der Dichte von *A. aranciatus* bei einem bestimmten Parameterwert gekennzeichnet; die entsprechenden Mittelwerte für *A. bispinosus* sind mit "o" symbolisiert.



Individuen pro 100 m²



LITERATURVERZEICHNIS

- Abrams, P.A. (1977): Density independent mortality and interspecific competition, a test of Pianka's niche overlap hypothesis. *Am. Nat.* 111, 539-552
- Abrams, P.A. (1980): Consumer functional response and competition in consumer-resource systems. *Theor. Pop. Biol.* 17, 80-102
- Abramsky, Z., M.I. Dyer., P.D. Harrison (1979): Competition among small mammals in experimentally perturbed areas of the shortgrass prairie. *Ecology* 60, 530-536
- Benke, A.C. (1978): Interactions among coexisting Predators - a field experiment with dragonfly larvae. *J. Anim. Ecol.* 47, 335-350
- Brauer, F. (1977): Periodic solutions of some ecological models. *J. theor. Biol.* 69, 143-152
- Case, T.J. (1975): Species numbers, density compensation, and the colonizing ability of lizards on islands in the gulf of california. *Ecology* 56, 3-18
- Case, T.J., M.E. Gilpin, J.M. Diamond (1979): Overexploitation, interference competition, and excess density compensation in insular faunas. *Am. Nat.* 113(6), 843-854
- Connell, J.H. (1961): The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology* 42, 710-723
- Connell, J.H. (1970): A predator-pray system in the marine intertidal region. I. *Balanus glandula* and several predator species of *Thais*. *Ecol. Monogr.* 40, 49-78
- Connell, J.H. (1975): Some mechanisms producing structure in natural communities; a model and evidence from field experiments. 460-490 in M.L. Cody, J.M. Diamond; *Ecology and Evolution of communities*. Belknap, Cambridge, Mass.
- Cramer, N.F., R.M. May (1972): Interspecific competition, predation and species diversity: a comment. *J. theor. Biol.* 34, 289-293
- Cushing, J.M. (1977): Periodic time-dependent predator-prey systems. *J. appl. Math.* 32, 82-95
- Dayton, P.K. (1971): Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecol. Monogr.* 41, 351-389

- Dayton, P.K., G.A. Robilliard, R.T. Paine, L.B. Dayton (1974): Biological accommodation in the benthic community at McMurdo Sound, Antarctica. Ecol. Monogr. 41, 351-389
- Dayton, P.K., R.J. Rosenthal, L.C. Mahen, T. Antezana (1977): Population structure and foraging biology of the predaceous chilean asteroid *Myenaster gelatinosus* and the escape biology of its prey. Mar. Biol. 39, 361-370
- Diamond, J.M. (1975): Assembly of species communities. 342-444 in J.M. Diamond und M.L. Cody; Ecology and evolution of communities. Belknap, Cambridge, Mass.
- Ferlin-Lubini, V., G. Ribi (1978): Daily activity pattern of *Astropecten aranciacus* (Echinodermata: Asteroidea) and two related species under natural conditions. Helgoländer wiss. Meeresunters. 31, 117-127
- Fox, L.R. (1975): Cannibalism in natural populations. Ann. Rev. Ecol. Syst. 6, 87-106
- Gentil, S., G. Blake (1981): Validation of complex ecosystems models. Ecol. Modelling 14, 21-38
- Gill, D.E. (1974): Intrinsic rate of increase, saturation density, and competitive ability. The evolution of competitive ability. Am. Nat. 108, 103-116
- Hairston, N.G. (1980): The experimental test of an analysis of field distributions: competition in terrestrial Salamanders. Ecology 61, 817-826
- Högsted, G. (1980): Prediction and test of the effect of interspecific competition. Nature 283, 64-66
- Holling, C.S. (1959): Some characteristics of simple types of predation and parasitism. Can. Ent. 91, 385-398
- Jost, P. (1979): Entstehung eines Aggregats von Seesternen der Gattung *Astropecten* nach künstlicher Erhöhung der Beutetierdichte. Diplomarbeit, Universität Zürich
- Jost, P. (Vorbereitung): "Optimal foraging": Studie an einem primitiven Räuber, dem Seestern *Astropecten aranciacus*. Dissertation, Universität Zürich
- Kareiva, P. (1982): Exclusion experiments and the competitive release of insects feeding on collards. Ecology 63, 696-704
- Larkin, P.A. (1956): Interspecific competition and population control in freshwater fish. J. Fish. Res. Bd. Can. 13, 327-342

- MacArthur, R.H., R. Levins (1967): The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *Am. Nat.* 101, 377-385
- MacArthur R.H. (1972): *Geographical ecology*. Harper and Row, New York
- MacArthur R.H., J.M. Diamond, J.R. Karr (1972): Density compensation in island faunas. *Ecology* 53, 330-342
- Massé, H. (1966): Contribution à l'écologie du genre *Astroecten* Linck. *Recl. Trav. Stn. mar. Endoume* 41, 187-191
- Massé, H. (1970): Contribution à l'étude de la macrofaune des peuplements des sables fins infralittoraux des cotes de provence: I. - la Baie de Bandol. *Tethys* 2, 783-820
- Massé, H. (1971a): Etude quantitative de la macrofaune de peuplements des sables fins infralittoraux: II. - la Baie du Prado (Golfe de Marseille). *Tethys* 3, 113-158
- Massé, H. (1971b): Contribution à l'étude de la macrofaune de peuplements des sables fins infralittoraux des cotes de provence: III. - l'anse de Verdon IV. - l'anse de Saint-Gervais (Golfe de Fos). *Tethys* 3, 283-319
- Massé, H. (1971c): Contribution à l'étude de la macrofaune de peuplements des sables fins infralittoraux des cotes de provence: V. - la cotes de camargue. *Tethys* 3, 539-568
- May, R.M. (1974): *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press
- Menge, B.A. (1972): Competition for food between two intertidal starfish species and its effect on body size and feeding. *Ecology* 53, 635-644
- Menge, J.L., B.A. Menge (1974): Role and resource allocation, aggression and spatial heterogeneity in coexistence of two competing intertidal starfish. *Ecol. Monogr.* 44, 189-209
- Menge, B.A. (1979): Coexistence between the Seastars *Asterias vulgaris* und *A. forbesi* in a heterogeneous environment: a non-equilibrium explanation. *Oecologia* 41, 245-272
- Murdoch, W.W., A. Oaten (1975): Predation and population stability. *Adv. Ecol. Res.* 9, 1-127
- Nisbet, R.M., W.S.C. Gurney (1982): *Modelling fluctuating populations*. John Wiley & Sons
- Pabst, B., H. Vicentini (1978): Dislocation experiments in the migrating sea star *Astropecten jonstoni*. *Mar. Biol.* 48, 271-278

- Pabst, B. (in Vorbereitung): Das langzeitige Dislokationsmuster von drei Seesternarten der Gattung *Astropecten*. Dissertation, Universität Zürich
- Paine, R.T. (1966): Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.* 103, 91-93
- Paine, R.T. (1969): The *Pisaster-Tegula* interaction: prey patches, predator food preference, and intertidal community structure. *Ecology* 50, 950-961
- Paine, R.T. (1971): A short-term experimental investigation of resource partitioning in a New Zealand rocky intertidal habitat. *Ecology* 52, 1096-1106
- Paine, R.T. (1974): Intertidal community structure: experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia* 15, 93-120
- Pianka, E.R. (1972): r and K selection or b and d selection? *Am. Nat.* 106, 581-588
- Pianka, E.R. (1976): Competition and niche theory. In R.M. May (Ed.); *Theoretical ecology*. Blackwell scientific publications
- Rein, K. (1980): The importance of *Zostera* patches for the population dynamics of *Astropecten aranciatus* and *bispinosus*. Diplomarbeit, ETH Zürich
- Ribi, G., R. Schärer, P. Ochsner (1977): Stomach contents and size frequency distributions of two coexisting sea star species, *Astropecten aranciatus* and *A. bispinosus*, with reference to competition. *Mar. Biol.* 43, 181-185
- Ribi, G. (1978): Einfluss von zwei Seesternarten der Gattung *Astropecten* auf Populationen ihrer Beutetiere. Dissertation, Universität Zürich
- Ribi, G., P. Jost (1978): Feeding rate and duration of daily activity of *Astropecten aranciatus* (Echinodermata: Asteroidea) in relation to prey density. *Mar. Biol.* 45, 249-254
- Rickenbacher, U. (1980): Reaktion von *Astropecten aranciatus* auf Häufigkeit und Dichte verschieden grosser Beutetiere. Diplomarbeit, Universität Zürich
- Roughgarden, J. (1974): Species packing and the competition function with illustrations from coral reef fish. *Theor. Pop. Biol.* 5, 163-186
- Schärer, R. (1978): Bewegungsaktivität von *Astropecten aranciatus* in Abhängigkeit vom Nahrungsangebot. Diplomarbeit, Universität Zürich

- Schmid, P. (1980): Die Seesternart *A. aranciacus* (L.) als Räuber ihres Nahrungskonkurrenten *A. bispinosus* (Otto). Diplomarbeit, Universität Zürich
- Schmid, P. (1982): Ossicle Morphology of four sea star species of the genus *Astropecten* (Asteroidea; Echinodermata) and its bearing on the investigation of a predator's diet. Mar. Ecol. 2 199-206
- Schmid, P., R. Schärer (1981): Predator-prey interaction between two competing sea star species of the genus *Astropecten*. Marine Ecol. 2, 207-214
- Sloan, N.A. (1979): Starfish encounters: an experimental study of its advantages. Experientia 35, 1314-1315
- Sloan, N.A. (1980): Aspects of the feeding biology of *Asteroids*. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 18 57-124
- Sokoloff, A., I.M. Lerner (1967): Laboratory ecology and mutual predation in *Tribolium* species. Am. Nat. 101, 261-276
- Southwood, T.R.E. (1966): Ecological methods. Methuen, London
- Tschudi, L. (1980): Individuelle Diäten bei der Seesternart *Astropecten aranciacus*. Diplomarbeit, ETH Zürich
- Vance, R.R. (1978): Predation and resource partitioning in one predator-two prey model communities. Am. Nat. 112, 797-813

Lebenslauf

Rolf Felix Schärer, Bürger von Zürich, geboren am 21. März 1951.

- 1967 - 1971 Mittelschule in Schiers und Freies Gymnasium Zürich
- 1971 Abschluss mit Matura Typus C
- 1971 - 1972 Zwei Semester Studium in Geologie an der ETH Zürich
- 1973 - 1978 Zoologiestudium an der Universität Zürich
- 1978 Diplom in Zoologie an der Universität Zürich unter der Leitung
 von Prof. H. Burla
- 1978 Beginn der Promotionsarbeit unter der Leitung von Prof. H.
 Burla
- 1978 - 1981 Bezüger eines Doktorandengehaltes des Schweizerischen Natio-
 nalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung
- 1982 Aufnahme der Lehrtätigkeit in Biologie und in Chemie am Kanto-
 nalen Lehrerseminar in Rorschach
- 1983 Aufnahme der Lehrtätigkeit in Biologie und in Chemie an der
 Kantonsschule St. Gallen

Bei folgenden Dozenten besuchte ich Vorlesungen und Kurse: R. Bachofen,
E. Batschelet, W. Berg, J. Biegert, H. Burla, H. Bühlmann,
R. Camenzind, P. Chen, C. Claude, C. Cook, E. Dal Vesco,
V. Dietrich, T. Eisner, P. Endress, C. Eugster, A. Gansser,
T. Gasser, G. Geier, D. Glaser, M. Grünenfelder, A. Habich,
D. Hartl, H. Hediger, H. Hess, T. Honegger, G. Huber, H.
Jungen, H. Keller, H. Kern, C. Kramer, S. Kubik, E. Kubli,
H. Kummer, E. Kuhn-Schnyder, F. Kurt, F. Laves, W. Meier,
B. Nievergelt, R. Nöhtiger, H. Oswald, K. Pfister, D. Rast,
H. Rieber, O. Rohweder, F. Schanz, J. Schlittler, H. Schmid,
K. Schmid, R. Schmid, V. Schmid, W. Schneider, P. Scott, W.
Stahel, R. Staub, W. Stumm, P. Tardent, E. Thomas, R.
Trümpy, D. Turner, H. Ulrich, H. Wanner, R. Wehner, F.
Würgler, H. Wysling, P. Yodzis, R. Wehner

